N° 399

Toulouse 1970

M^lle M.-C. VERDUS
Docteur ès Sciences

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES PLANTULES D'EUPHORBIACEES

IMPRIMERIE FOURNIE
27, boulevard Riquet, 27
TOULOUSE

1970

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546526_0092

Extrait des Travaux du Laboratoire forestier de Toulouse,
tome I, volume VIII, article IX, 1970.

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES PLANTULES D'EUPHORBIACEES (1)

par Mlle Marie-Claire VERDUS

RESUME

L'analyse des caractères morphologiques et anatomiques des plantules est effectuée sur 131 espèces d'Euphorbiacées réparties dans 28 genres. L'étude est faite aux niveaux macroscopique et microscopique, et inframicroscopique pour les surfaces épidermiques et leurs différenciations. Les investigations en microscopie électronique à balayage permettent de mettre en évidence divers types de revêtements cireux épicuticulaires et plusieurs modes de fermeture des stomates en relation avec leur structure.

Les corrélations entre caractères plantulaires d'une part, plantulaires et adultes d'autre part, sont dégagées et visualisées au moyen de diagrammes de dispersion des caractères. Les caractères des plantules sont utilisés à la définition des unités taxonomiques des Euphorbiacées au niveau de la tribu et du genre. Les types de nervation cotylédonaire et de préfloraison des fleurs mâles conduisent à définir plusieurs lignées évolutives pour cette famille.

SUMMARY

The present work is devoted to analysis of morphological and anatomical characters of Euphorbiaceae *— seedlings obtained from 131 species belonging to 28 genera. Studies are made at macroscopical and microscopical level, and by mean of the scanning electron microscope for the epidermal surfaces and their differenciations. This S.E.M. investigation shows various types of epicuticular wax coats and several modes of stomata-closing in relation to their structure.*

Correlated seedlings characters on one hand, between seedlings and adult plants on the other hand, are demonstrated and visualized by means of symbolic dispersion diagrams. Seedlings characters are used to define and to go further into detail of the taxonomic units of the family Euphorbiaceae, *at level of tribe and genus. The types of cotyledonar vascularisation correlated with the preflowering characters of the male flower lead to recognize several evolutive series in the family.*

INTRODUCTION

Depuis environ un siècle, l'étude des formes juvéniles des êtres vivants a entraîné un développement considérable de certains aspects

(1) Cet article expose les principaux résultats d'une thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences naturelles, soutenue en 1970 à la Faculté des Sciences de Toulouse, enregistrée au C.N.R.S., sous le numéro A.O. 4379.

de la Biologie générale. Les traits fondamentaux de l'appareil végétatif se trouvent plus ou moins complètement masqués par les multiples réalisations des phénomènes adaptatifs et leur conséquence si fréquente : la convergence des formes. Aussi nous sommes-nous efforcée d'obtenir des stades juvéniles, c'est-à-dire les plantules, du plus grand nombre possible d'Euphorbiacées, afin de reconnaître et étudier les caractères intrinsèques, non modifiés par le milieu. Une fois achevée cette phase préliminaire d'analyse, il s'agissait de déterminer et d'interpréter les éventuelles corrélations entre caractères plantulaires d'une part, plantulaires et adultes d'autre part, puis d'en dégager les caractères susceptibles de mieux faire comprendre les affinités à l'intérieur de cette famille, en relation avec son évolution.

Les principaux caractères des Euphorbiacées se situent au niveau de la fleur femelle, du fruit et de la graine. Pour la majorité des genres, l'appartenance à la famille peut être reconnue par les fleurs unisexuées, la présence d'un disque floral, le gynécée trimère engendrant une capsule à déhiscence septicide et des graines à albumen abondant et oléagineux. Le plan d'organisation de l'appareil reproducteur affecte une complexité croissante correspondant à la réalisation de plusieurs pseudocycles : de la fleur fondamentalement pentamère et tricarpellée on passe à la cyathe puis à l'incyathescence.

Les plantes groupées dans cette famille présentent des appareils végétatifs extrêmement variés où tous les types biologiques sont représentés : arbres et herbes, lianes, plantes aquatiques, espèces à port cactiforme. Les espèces européennes sont essentiellement herbacées ou suffrutescentes. L'amplitude des variations morphologiques est telle qu'il est malaisé de caractériser rigoureusement la famille. Pour cette raison, beaucoup d'auteurs ont suggéré une possible origine polyphylétique.

Les Euphorbiacées qui comprennent environ 300 genres constituent une famille à très vaste répartition géographique. Elles sont distribuées dans le monde entier, sauf sur les hautes montagnes et dans les zones glaciales. Elles abondent surtout dans la zone tropicale, aussi bien en Afrique qu'en Amérique et en Indo-Malaisie. Quelques genres sont uniquement australiens : ils sont réunis dans l'ancien groupe des Sténolobées. Dans les régions comprises entre les tropiques et les deux zones polaires, on rencontre préférentiellement les espèces herbacées du genre *Euphorbia*. En Europe, la famille est représentée surtout par les genres *Mercurialis, Chrozophora* et *Euphorbia*. Dans la région méditerranéenne se trouve le centre de dispersion des sous-arbrisseaux : *Andrachne, Chrozophora, Mercurialis tomentosa, Securinega buxifolia*.

UNIV. LEIDEN BIBL.

La classification des Euphorbiacées a été souvent remise en question depuis que JUSSIEU (1823) établissait la première division de la famille basée sur le nombre d'ovules. Il reconnaissait ainsi un premier groupe de genres à « loges ovariennes dispermes » et un deuxième à « loges monospermes ».

BAILLON (1858), dans son « Etude générale du groupe des Euphorbiacées », reprend le caractère du nombre d'ovules par loges pour définir les Euphorbiacées « biovulées » et « uniovulées ». Il les divise ensuite en douze séries basées essentiellement sur les caractères des étamines, ce nombre étant ramené ultérieurement à huit (1874).

KLOTZSCH et GARCKE (1859) veulent y voir six familles, formant la classe des *Tricoccae*.

Mais c'est MUELLER (1966) qui, pour la première fois, met en évidence un caractère qui sera longtemps jugé plus important que le nombre d'ovules : c'est la morphologie des cotylédons dans la graine. Il sépare ainsi le groupe des genres australiens ou *Stenolobeae* caractérisé par des cotylédons étroits (dans la graine), par opposition aux *Platylobeae* à cotylédons larges. Il répartit les *Platylobeae* en deux tribus biovulées et cinq uniovulées. Cette division a donné le fondement du système de PAX (1890) lequel, avec quelques modifications, est le plus couramment utilisé.

Les travaux de PAX seul (1884, 1890, 1924), puis de PAX et HOFFMANN (1910-1924), effectués dans le cadre du « *Pflanzenreich* » (étude inachevée pour la famille des Euphorbiacées) aboutissent à la synthèse réalisée par la deuxième édition de « Die natürlichen Pflanzenfamilien » (1931). Elle fait apparaître quatorze tribus pour les *Platylobeae* et quatre pour les *Stenolobeae*. La définition des tribus est basée essentiellement sur la préfloraison, la présence ou l'absence de corolle et les caractères au niveau de l'androcée.

HURUSAWA (1954) scinde les Euphorbiacées en quatre familles correspondant aux grandes divisions de PAX et HOFFMANN : *Antidesmataceae* (= *Phyllanthoideae*), *Euphorbiaceae* (= *Crotonoideae*), *Porantheraceae* et *Ricinocarpaceae*.

Les palynologistes, ERDTMAN (1952) d'abord, puis PUNT (1962) et KÖHLER (1965), ont montré que les *Stenolobeae* (*Porantheraceae* + *Ricinocarpaceae*) ne forment pas un groupe naturel, mais qu'au contraire, elles peuvent être intégrées dans les tribus existantes des *Platylobeae*. Ils enlèvent ainsi toute valeur à la classification de HURUSAWA.

MELCHIOR, dans la douzième édition du « Syllabus der Pflanzenfamilien » (1964), donne une classification des Euphorbiacées qui synthétise celle de PAX et HOFFMAN et en partie les travaux de palynologie, en replaçant les *Stenolobeae* dans les tribus correspondantes des *Platylobeae*. C'est cette classification que nous adopterons pour l'exposé de nos travaux. Elle peut être résumée de la manière suivante, pour les genres que nous avons étudiés :

— Sous-famille **Phyllanthoideae.**

Tribus des **Phyllanteae (Andrachne, Antidesma, Bischoffia, Drypetes, Fluggea, Glochidion, Phyllanthus, Securinega)** et **Bridelieae (Bridelia).**

— Sous-famille **Euphorbioideae.**

Tribus des **Crotoneae (Croton), Chrozophoreae (Aleurites, Caperonia, Chrozophora), Acalypheae (Acalypha, Mallotus, Mercurialis, Ricinus), Cluytieae (Beyeria, Cluytia, Jatropha), Manihoteae (Manihot), Hippomaneae (Colliguaya, Homalanthus, Hura, Sapium, Sebastiana), Dalechampieae (Dalechampia)** et **Euphorbieae (Euphorbia).**

Parmi les travaux plus récents, SHAW (1965) isole des Euphorbiacées quatre familles monotypiques : *Androstachydaceae, Bischoffiaceae, Hymenocardiaceae* et *Uapacaceae.*

WEBSTER (1967) élargit notablement les tribus des *Crotoneae* et *Acalypheae*, adjoignant d'une part aux *Crotoneae* les *Jatropheae* au sens de PAX (1890) et les *Manihoteae* et d'autre part aux *Acalypheae* une partie des *Chrozophoreae.*

Enfin la classification d'HUTCHINSON (1969) pulvérise les Euphorbiacées en quarante tribus, sans aucune subordination en sous-familles. Toutefois, ce système reste basé sur les mêmes caractères que ceux utilisés par PAX et HOFFMANN. Ceux des plantules apportent des arguments supplémentaires à la définition de certaines nouvelles tribus admises par HUTCHINSON (*Bischoffieae, Ricineae, Ricinocarpeae, Hureae*).

De nombreux ouvrages ont déjà traité de la morphologie et de l'anatomie des plantules d'Angiospermes et l'on y trouve des descriptions et illustrations de plantules d'Euphorbiacées. Nous citerons LUBBOCK (1892 et 1896), GILLOT (1925), DROIT (1932), DYER (1935), GILBERT (1939), POPHAM (1947), MUZIK (1954), LEONARD (1962), DUKE (1965), LA MENSBRUGE (1966) et CSAPODY (1968) pour les travaux morphologiques, et ceux de CHAUVEAUD (1911), BOUVRAIN (1941), BUGNON (1922 a, b), TRONCHET (1930), RIVIÈRE (1940), BOUREAU (1942 et 1954), GRAVIS (1943), qui traitent essentiellement de l'appareil vasculaire des plantules.

La plupart des graines mises en germination pour effectuer l'étude des plantules proviennent d'échanges entre jardins botaniques trop nombreux pour être énumérés ici. Il a été possible, grâce à l'obligeance du personnel de l'Institut Français de Pondichéry, de recevoir des lots de graines de plantes de l'Inde récoltées dans la nature. Quelques espèces africaines recueillies dans les mêmes conditions nous ont été fournies par L. GAUTRAND et par P. GARNIER. Enfin, nous avons prélevé nous-même dans leurs stations naturelles les graines de la plupart des espèces françaises.

Dès l'abord, la germination des graines d'Euphorbiacées s'est révélée difficile. Le plus grave problème est constitué par l'existence de réserves lipidiques dans l'albumen de la graine. En effet, ces substances sont rapidement soumises au phénomène du « rancissement » et les graines perdent dès lors tout pouvoir germinatif. D'une façon générale, celles récoltées depuis plus d'une année présentent un taux de germination extrêmement faible, voire nul.

Les semis ont été effectués sur terreau et placés soit sous châssis, soit en serre chauffée. Des semis sur sable de Fontainebleau en boîtes de Pétri placées dans une étuve à 25° pour les espèces croissant normalement sous les climats chauds ont été également essayés. Ce procédé raccourcit parfois la durée nécessaire à la germination et augmente le taux de germination par rapport aux obtentions en semis à l'air libre ou en serre ; il produit toujours des plantules fragiles qui supportent mal la transplantation.

Les délais de germination sont très variables. Les espèces herbacées et notamment celles de la section *Anisophyllum* du genre *Euphorbia* lèvent en une huitaine de jours. Mais, pour la plupart des espèces, trois semaines à un mois sont nécessaires. Quelques espèces vivaces comme *Mercurialis perennis* exigent une année.

Les différentes espèces étant cultivées dans des conditions arbitraires souvent assez éloignées des conditions climatiques naturelles, nous avons voulu voir quels étaient les caractères morphologiques les plus affectés par le milieu. Pour cela nous avons comparé les valeurs de la hauteur de l'hypocotyle, de la longueur des cotylédons et des feuilles primordiales mesurées sur des lots de plantules semés à la même époque en pleine terre, en serre et sous châssis vitré. Nous avons étendu ces observations à des plantules provenant de semis spontanés récoltés dans la nature. Nous constatons que les hypocotyles des plantules cultivées en serre ou sous châssis sont plus étirées ; surtout, elles présentent une grande amplitude de variation de leur hauteur par rapport à ceux des plantules développées à l'air libre. Par contre, la longueur et la largeur des coty-

lédons montrent une faible amplitude de variation entre les différents types de semis. Les dimensions cotylédonaires, en particulier, constituent un caractère stable et constant, peu ou pas affecté par les conditions de l'environnement.

MORPHOLOGIE DES PLANTULES

Nous entendrons par « plantule » l'expression morphologique des premiers stades de développement qui suivent la germination. Dans cette plante juvénile, issue de la graine, différents organes peuvent être reconnus. Ce sont :

— un axe formant la *racine* (souterraine) et l'*hypocotyle* (aérien), la limite entre ces deux parties constituant le *collet* ; l'*épicotyle* prolonge l'hypocotyle au-dessus du *nœud cotylédonaire ;*

— des pièces foliacées : deux *cotylédons* déjà formés dans la graine et les premières feuilles, ou *feuilles primordiales*, généralement différentes dans leur taille et leur forme des feuilles de la plante adulte dites *feuilles définitives.*

La plupart des Euphorbiacées ont une germination épigée. Généralement les cotylédons se libèrent de l'albumen et des téguments de la graine et sont fortement accrescents. La germination est donc *phanérocotylaire* au sens de DUKE (1965). Chez quelques rares espèces (*Aleurites Fordii, Mercurialis perennis, Jatropha multifida* et *Euphorbia officinarum*), les cotylédons restent enfermés dans la graine, ce qui correspond au type de germination *cryptocotylaire.*

En raison des différences de vitesse de croissance des espèces et de l'exiguïté de certaines plantules, nous avons choisi comme stade de base pour toutes nos études, et particulièrement pour les mensurations, celui où les cotylédons et les deux premières feuilles primordiales sont développés. A ce moment, l'hypocotyle a atteint sa hauteur maximale.

I. — TAILLE DES PLANTULES.

Nous ne parlerons pas de la racine qui n'offre aucun caractère morphologique stable. Précisons seulement qu'elle est généralement pivotante et peut prendre un aspect fasciculé par le développement de plusieurs grosses radicelles au niveau du collet.

La taille des plantules peut s'évaluer à la fois par les dimensions de l'hypocotyle et celles des cotylédons. L'hypocotyle est la partie la plus affectée par les variations du milieu au cours de la croissance

de la plante. L'amplitude de variation en hauteur est telle que cette valeur, obtenue sur des plantes cultivées, ne peut être fournie qu'à titre indicatif (tabl. I, colonne 1).

Les mensurations relatives aux cotylédons (largeur, longueur et rapport largeur/longueur, tabl. I, colonnes 3, 4, 5), moins soumis à l'influence de l'environnement, fournissent des caractères constants. Nous les utiliserons comme base de dispersion dans la construction de diagrammes mettant en évidence les corrélations entre caractères plantulaires d'une part, plantulaires et adultes d'autre part. Les dimensions des limbes cotylédonaires, groupées dans le tableau I, peuvent être réparties par intervalles de classe de 5 mm ; leur fréquence est indiquée par le nombre d'espèces correspondant aux intervalles de classe :

mm	0 5	5 10	10 15	15 20	20 25	25 30	30 35	35 40	40 45	45 50	50 55	55 60	60 65	65 70	70 75	75 80
Longueur nombre d'espèces	21	51	32	13	5	2	1	2	1	0	0	0	2	0	0	1
Largeur nombre d'espèces	64	45	12	3	0	2	1	1	0	1	0	0	2			

Le maximum de fréquence se situe entre 5 et 10 mm pour la longueur et entre 1 et 5 mm pour la largeur ; les valeurs situées au-delà de 30 mm pour la longueur et 20 mm pour la largeur sont rares. La majorité des espèces a donc des cotylédons de petite taille.

Sur le tableau I, le rapport longueur du pétiole/longueur du limbe (colonne 6) permet de caractériser commodément le développement relatif du pétiole ; pour les cotylédons sessiles ce rapport est nul.

II. — CARACTERES MORPHOLOGIQUES DES COTYLEDONS.

Les cotylédons possèdent des caractères propres qui les différencient nettement des feuilles se développant ultérieurement. Ils sont toujours opposés et symétriques par rapport au plan intercotylédonaire. Ils n'ont jamais de stipules ni d'épines, même chez les espèces dont l'adulte en est normalement pourvu. Les glandes pétio-

laires ou limbaires y sont extrêmement rares ; deux cas seulement ont été observés : *Ricinus communis* et *Aleurites trisperma*. Le limbe est toujours entier, ayant au plus l'apex émarginé. Toujours mince quoique parfois très rigide, il est peu épaissi même chez les Euphorbes cactiformes chez lesquelles la succulence se manifeste essentiellement au niveau des axes : hypocotyle, épicotyle et rameaux.

1 — *FORME DES COTYLEDONS.*

La morphologie des cotylédons varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Toutes les transitions de la forme linéaire à la forme circulaire existent. La forme est indiquée par la valeur de l'indice largeur/longueur :

Tl	0-0,2	0,2-0,4	0,4-0,6	0,6-0,8	0,8-1
Nombre d'espèces	11	18	47	37	18

Les valeurs comprises entre 0,1 et 0,2 correspondent aux cotylédons linéaires, alors que celles comprises entre 0,8 et 1 correspondent aux cotylédons équidimensionnels (circulaires ou subcirculaires). Le maximum de fréquence est réalisé pour les valeurs indiciaires de 0,4 à 0,6 qui traduisent des cotylédons elliptiques, ovales, obovales. La figure 1 et la planche I illustrent quelques exemples de formes cotylédonaires.

2 — *NERVATION COTYLEDONAIRE.*

L'étude comparative des schémas de la vascularisation cotylédonaire (fig. 2) laisse reconnaître six types fondamentaux de nervation (1) :

— le type *Phyllanthus*, caractérisé par l'existence de deux cordons vasculaires pétiolaires produisant chacun une nervure latérale à la base du limbe, puis se réunissant et formant la nervure médiane ;

(1) La vascularisation est étudiée sur les cotylédons et les feuilles éclaircis par un mélange à parties égales d'acide lactique normal et d'acide chlonydrique au 1/2. Le temps de séjour dans ce mélange varie de quelques heures pour les échantillons très minces à plusieurs jours pour les cotylédons épais, et particulièrement pour ceux qui renferment des grains d'amidon.

Fig. 1. — Morphologie des plantules.

a. **Hura crepitans,** ra, racine ; hy, hypocotyle ; co, cotylédon ; fp, feuille primordiale. b. **Jatropha podagrica** (G×1/3). c. **Dalechampia scandens.** d. **Mallotus japonicus.** e. **Euphorbia triangularis.** f. **Euphorbia bubalina** (G×2/3).

g. Cotylédon de **Bridelia monoica,** limbe circulaire-émarginé, nervation de type **Mercurialis.** h. Cotylédon d'**Euphorbia falcata**, limbe ovale, nervation de type **Diacanthium** (G×5). i. Cotylédon de **Drypetes australasica,** limbe ovale-allongé, nervation de type **Phyllanthus** (G×3). j. Cotylédon **d'Aleurites trisperma,** limbe subtriangulaire avec deux glandes pétiolaires (gl), nervation de type **Bischoffia** avec soudure des cordons vasculaires médians à la base du pétiole (G×1/2). k. Cotylédon de **Beyeria leschenaultii,** limbe linéaire apiculé, nervation de type **Phyllanthus.** (G×3).

— le type *Mercurialis,* comportant également deux faisceaux vasculaires pétiolaires qui émettent deux nervures latérales avant de se réunir en nervure médiane limbaire ; celle-ci, au lieu de se poursuivre jusqu'à l'extrémité apicale du limbe, se divise en deux branches égales (pl. I, b) ;

— le type *Bischoffia,* basé sur la possession de quatre faisceaux dans le pétiole cotylédonaire, les deux latéraux se prolongeant en nervures marginales et les deux médians se comportant comme ceux du type *Phyllanthus ;*

— le type *Hura,* qui présente quatre cordons vasculaires ; les deux latéraux donnent naissance aux nervures marginales du limbe et les deux centraux se rapprochent à la base du limbe, formant une courte nervure médiane, puis se divisent à nouveau en deux branches égales et symétriques ;

— le type *Anisophyllum,* dont le pétiole renferme trois cordons vasculaires (pl. I, a) ; au niveau de l'insertion du limbe, les faisceaux latéraux se divisent chacun en deux branches, la partie externe se prolongeant en nervure latérale et la branche interne se joignant au faisceau central pour former la nervure médiane limbaire : les trois faisceaux participent ainsi à la constitution de la nervure médiane ;

— le type *Diacanthium,* montrant aussi trois cordons vasculaires pétiolaires ; mais ceux-ci se prolongent indépendamment sur toute la longueur du limbe qui présente ainsi trois nervures principales à peu près parallèles.

Les caractères majeurs de la nervation cotylédonaire et la répartition des genres étudiés dans les différents types peuvent être ainsi résumés :

— Cotylédons ayant deux faisceaux pétiolaires.
  + Nervure médiane atteignant l'apex du cotylédon : **TYPE PHYLLANTHUS.**
    = Nervures latérales se formant à la base du limbe : **Andrachne, Antidesma, Drypetes, Fluggea, Glochidion, Phyllanthus, Securinega, Croton, Beyeria, Cluytia, Manihot, Colliguaya, Sebastiana.**
    = Nervures latérales se formant dès la base du pétiole : **Jatropha.**
  + Nervure médiane se terminant par une dichotomie : **TYPE MERCURIALIS.**
    = Dichotomie courte.
      : Nervures latérales se formant à la base du limbe : **Bridelia, Chrozophora, Mallotus, Homalanthus, Dalechampia.**
      : Nervures latérales se formant à la base du pétiole : **Caperonia, Sapium.**
    = Dichotomie très prononcée : **Acalypha, Mercurialis.**
— Cotylédons ayant quatre faisceaux pétiolaires.
  + Nervure médiane atteignant l'apex du limbe : **TYPE BISCHOFFIA.**
    = Nervure médiane se formant à la base du limbe : **Bischoffia, Ricinus, Aleurites p.p. (A. Fordii).**
    = Nervure médiane se formant à la base du pétiole : **Aleurites trisperma.**

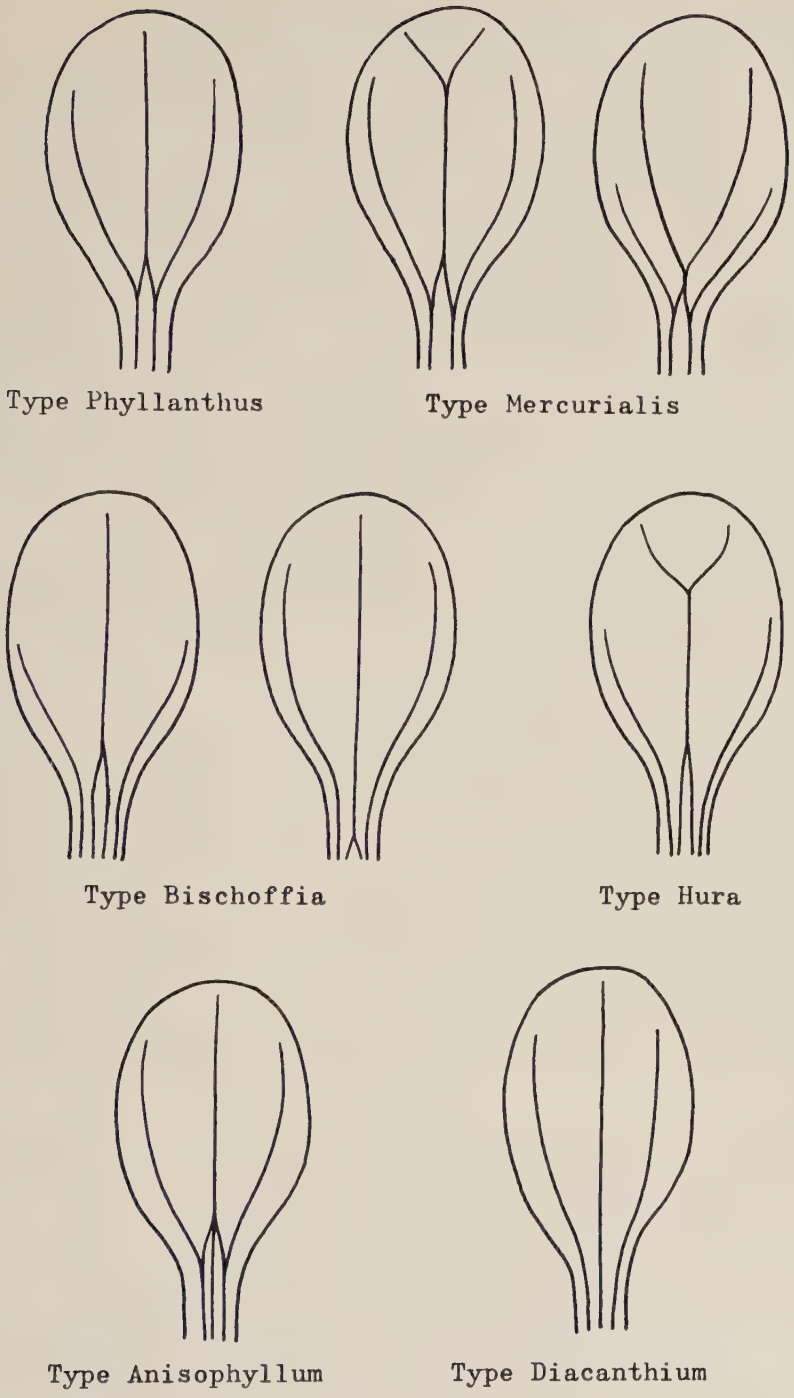


Fig. 2. — Principaux types de nervation cotylédonaire.

+ Nervure médiane se terminant par une dichotomie : **TYPE HURAF, Hura.**

— Cotylédons ayant trois faisceaux pétiolaires.

+ Les trois faisceaux participent à la nervure médiane : **TYPE ANISOPHYLLUM.**

Euphorbia sections **Anisophyllum, Adenopetalum, Poinsettia, Eùphorbium p.p.** (sous-section **Tirucalli p.p.**), **Tithymalus p.p.** (sous-sections **Decussatae, Pachycladae, Carunculares, Galarrhaei, Esulae p.p.**).

+ Un seul faisceau forme la nervure médiane : **TYPE DIACANTHIUM.**

Euphorbia sections **Euphorbium p.p.** (sous-sections **Tirucalli p.p., Diacanthium, Medusea, Treisia**) et **Tithymalus p.p.** (sous-sections **Esulae p.p.** et **Myrsiniteae**).

La nervation cotylédonaire basée sur la présence de trois faisceaux pétiolaires est propre au genre *Euphorbia* qui se sépare nettement de toutes les autres Euphorbiacées par ce caractère.

Ces types de nervation cotylédonaire nous semblent d'importance capitale car ils concrétisent un caractère conservateur, peu susceptible d'être affecté par des phénomènes de convergence de forme. En outre, ils sont en relation directe avec la structure anatomique plantulaire.

III. — FEUILLES PRIMORDIALES

Les feuilles primordiales diffèrent des cotylédons par leur disposition opposée ou alterne, leur forme, leur nervation pennée ou palmée, la présence fréquente de stipules. Elles se distinguent des feuilles définitives par leur forme et leur taille plus faible. Quelques genres possèdent des glandes pétiolaires ou limbaires, généralement développées à partir de la deuxième ou troisième feuille : *Bischoffia, Croton, Aleurites, Mallotus, Mercurialis, Ricinus, Homalanthus, Hura, Sapium, Dalechampia.* Les feuilles primordiales et définitives des Euphorbes cactiformes se développent sur un coussinet foliaire ou podaire. Chez certaines espèces (sous-section *Diacanthium*) celui-ci porte, outre le limbe et les stipules, deux « épines épiphylles » (Verdus, 1966).

Chez toutes les espèces, sauf chez les Euphorbes succulentes, l'ontogénie foliaire se produit dans le sens de l'augmentation de la surface foliaire. Chez les Euphorbes succulentes (*Euphorbia* section *Euphorbium*) l'ontogénèse s'effectue en sens inverse, les feuilles primordiales étant plus grandes que les feuilles définitives. Ces dernières peuvent disparaître complètement (*E. aphylla*) et, dans tous les cas, elles sont rapidement caduques (sauf chez *E. bubalina* qui d'ailleurs n'est pas cactiforme). L'évolution se fait ici dans le sens de l'adaptation au climat xérothermique sous lequel vivent ces plantes.

L'évolution ontogénique de la forme des feuilles s'effectue selon les sens de passage suivants :

— de la feuille simple à la feuille composée (*Bischoffia*) ;
— de la feuille entière à la feuille découpée (*Aleurites, Manihot*) ou de la feuille peu découpée à la feuille très découpée (*Ricinus, Jatropha, Dalechampia*) ;
— de la feuille entière à la feuille dentée ou de la feuille peu dentée à la feuille très dentée (*Acalypha, Caperonia, Colliguaya, Croton, Drypetes, Hura, Mallotus, Mercurialis, Sebastiana,* nombreuses Euphorbes) ;
— de la feuille ordinaire à la feuille peltée (*Jatropha podagrica, Mallotus albus, Ricinus communis*) ;
— de la feuille symétrique à la feuille dissymétrique (*Euphorbia* section *Anisophyllum*) (1) ;
— enfin, chez de nombreux genres et espèces, le limbe reste entier et simple, présentant seulement soit un allongement, soit un élargissement au cours de l'ontogénèse.

ANATOMIE DES PLANTULES

Nous exposerons de manière détaillée la structure des plantules de l'un des cas anatomiques les plus simples que nous ayons observé parmi les Euphorbiacées. Il s'agit du genre *Andrachne* et plus précisément de l'espèce *A. colchica* (fig. 3). Cela nous permettra de définir les caractères anatomiques essentiels des plantules avant de résumer les principaux cas rencontrés.

I. — ETUDE D'UN EXEMPLE : ANDRACHNE COLCHICA

1 — *STRUCTURE DE LA RACINE.*

Une coupe de la région moyenne de la racine principale montre les tissus suivants, de l'extérieur vers l'intérieur :

— le rhizoderme ;

(1) Dans la section **Anisophyllum** où le premier entre-nœud est très court, les deux feuilles primordiales s'insèrent, en apparence au moins, au même niveau que les cotylédons, et en décussation avec ceux-ci. Leur limbe est symétrique. Dans la sous-section **Hypericifolieae** le deuxième entre-nœud épicotylaire est long et porte deux feuilles à limbe dissymétrique, possédant la forme caractéristique de l'adulte. Dans la sous-section **Chamaesyce**, le développement de l'épicotyle cesse par avortement du point végétatif, après la formation des deux premières feuilles. Les bourgeons axillaires de celles-ci et ceux des cotylédons sont à l'origine de nombreuses pousses feuillées plagiotropes portant d'emblée des feuilles dissymétriques, toutes étalées dans le même plan (pl. I, c). A partir de ce stade, toutes les feuilles se disposent de manière énanthiomorphe, c'est-à-dire que les deux feuilles d'un même nœud apparaissent comme symétriques l'une de l'autre par rapport au plan passant par l'axe du rameau qui les porte.

Tableau I. — MORPHOLOGIE ET ANATOMIE DES PLANTULES

1. Hauteur de l'hypocotyle en mm. — 2. Diamètre de l'hypocotyle en mm. — 3. Largeur des cotylédons en mm. — 4. Longueur des cotylédons en mm. — 5. Rapport largeur/longueur des cotylédons. — 6. Rapport longueur du pétiole/longueur du limbe cotylédonaire. — 7. Stipules des feuilles primordiales : +, présentes ; —, absentes. — 8. Nombre de faisceaux xylémo-phloémiens de l'hypocotyle. — 9. Nombre de convergents : M, médian cotylédonaire ; I, intercotylédonaire ; L, latéral cotylédonaire. — 10. Chaîne pétiolaire des feuilles primordiales : arc, arc postérieur ; f, faisceaux ; an, anneau ; fc, faisceaux corticaux ; fm, faisceaux médullaires ; xf, cercle de faisceaux. — 11. Chaîne pétiolaire des feuilles définitives : mêmes abréviations. — 12. Nombre d'assises de parenchyme palissadique des cotylédons. — 13. Nombre d'assises de parenchyme palissadique des feuilles primordiales. — 14. Hypoderme différencié en collenchyme dans l'hypocotyle : +. — 15. Fibres périlibériennes développées dans l'hypocotyle : +.

PHYLLANTHOIDEAE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Tribu I - PHYLLANTHEAE															
1 - Andrachne colchica	12-17	1	4-5	8-12	0,5	1/4	+	4	2M	arc	arc	1	1	+	+
2 - A. telephioides	15-25	<1	2-3	4-6	0,5	1/2	+	4	2M	arc	arc	1	1		
3 - Antidesma menasu	25-50	1	6-9	7-9	0,9	1/4	+	4	2M	arc	an,fc	1	2	+	+
4 - Bischoffia javanica	15-25	1-2	8-10	11-14	0,7	1/4	+	8	2M,2I	3 f	an	1	1-2		+
5 - Drypetes australasica	20-30	1-2	6-8	15-19	0,4	0	+	4	2M	arc	arc	4-5	1-2		+
6 - Fluggea leucopyrus	8-12	<1	3-4	6-9	0,5	1/8	+	4	2M	arc	arc	1	1		
7 - F. obovata	7-10	1	3-4	6-9	0,5	1/8	+	4	2M	arc	arc	1	1		
8 - Glochidion Fortunei	12-20	1	3-6	6-8	0,6	0	+	4	2M	arc	arc	1	1		+
9 - G. puberum	25-32	1	4-5	6-8	0,6	1/8	+	4	2M	arc	arc	1	1		+
10 - G. Thorelii	25-40	1	5-7	8-12	0,6	1/10	+	4	2M	arc	arc	1	1		+
11 - Phyllanthus acidus	25-35	1	3-4	9-12	0,3	1/10	+	4	2M	arc	arc	1	1		
12 - P. adiantoides	25-35	1-2	3-4	7-8	0,4	0	+	4	2M	arc	arc	1	1		
13 - P. floribundus	10-20	1	2,5-3,5	4-6	0,6	1/5	+	4	2M	arc	arc	1	1		
14 - P. juglandifolius	15-35	1	2-3	4-6	0,5	0	+	2	2M	arc	arc	1	1		
15 - P. maderaspatensis	25-35	<1	1-1,5	6-8	0,2	1/10	+	4	2M	arc	arc	1	1		
16 - P. Niruri	8-18	<1	1,5-2	2-4	0,5	1/5	+	4	2M	arc	arc	1	1		+
17 - P. nummulariaefolius	10-15	<1	1,5-2	2-4	0,5	0	+	4	2M	arc	arc	1	1		
18 - P. simplex	20-30	1	2-3	5-7	0,4	0	+	4	2M	arc	arc	1	1		
19 - Securinega durissima	14-25	1	4-5,5	6-8	0,7	1/3	+	4	2M	arc	arc	1	1		
20 - S. suffruticosa	10-22	1	3-5	5-7	0,7	1/3	+	4	2M	arc	arc	1	1		
Tribu 2 - BRIDELIEAE															
21 - Bridelia monoica	25-40	1-2	6-9	6-9	1	1/5	+	4	2M	arc	arc	1	1		+

EUPHORBIOIDEAE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Tribu 3 - CROTONEAE															
22 - Croton bonplandianum	20-40	1	4-6,5	8-14	0,5	2/3	+	4	2M	3 f	xf,fc	1	1	+	
23 - C. mubango	80-110	3	30-40	30-45	1	1/4	+	4	2M	an,fc	an,fc,fm	1	1	+	+
Tribu 4 - CHROZOPHOREAE															
24 - Aleurites Fordii	100-180	8-15	10-19	12-25	0,7	1	+	8	2M,2I	7-9 f	9-11 f	1	1	+	
25 - A. trisperma	140-200	8-15	50-70	55-75	0,9	1/3	+	8	2M,2I	7-9 f	9-11 f	2	2-3	+	
26 - Caperonia palustris	15-20	1	7-8	9-11	0,7	1/3	+	4	2M	3 f	5-7 f	1	1	+	+
27 - Chrozophora tinctoria	40-60	1-2	6-12	8-16	0,9	1/2	+	4	2M	3 f	3-6 f	1	1	+	+
Tribu 5 - ACALYPHEAE															
28 - Acalypha indica	10-20	<1	3-5	4-5	0,9	1/2	+	4	2M	3 f	5 f	1	1	+	
29 - A. Poiretii	7-10	<1	3-4	3-4	1	2/3	+	4	2M	3 f	5 f	1	1	+	+
30 - A. virginica	7-30	1	3-6	3-6	1	1	+	4	2M	3 f	5 f	1	1	+	+
31 - Mallotus albus	30-60	2-3	8-17	10-21	0,8	1/2	+	4	2M	5-7 f	2-3 xf	1	1	+	+
32 - M. apelta	40-70	1-2	10-14	12-18	0,8	1/3	+	4	2M	5f, fm	2 xf	1	1	+	+
33 - M. japonicus	30-60	1-3	11-18	15-21	0,8	1/3	+	4	2M	5f, fm	7f, fm	1	1	+	+
34 - M. oppositifolius	25-40	1-2	8-12	8-14	0,9	1/4	+	4	2M	5 f	7f, fm	1	1	+	+
35 - Mercurialis annua	20-60	1-2	5-10	8-12	0,7	2/3	+	4	2M	3 f	3 f	1	1		
36 - M. perennis	2-5	2	2,5-3,5	4-5	0,6	1/3	+	4	2M	3 f	3 f	0	1		
37 - M. tomentosa	10-40	1-2	4-8	8-13	0,5	2/3	+	4	2M	3 f	3 f	1	1		
38 - Ricinus communis	60-120	3-6	30-60	40-80	0,7	1/3	+	8	2M,2I	xf	xf	1	1	+	+
Tribu 6 - CLUYTIEAE															
39 - Beyeria Leschenaultii	20-40	1-3	1,5-2,5	15-22	0,1	0	-	4	2M	arc	arc	1	1		
40 - Cluytia pulchella	20-50	2	9-12	7-15	0,9	1/3	-	4	2M	arc	arc	1	1		+
41 - Jatropha curcas	40-180	5-10	50-70	50-80	1	2/3	+	4	2M	an	an	1	1		+
42 - J. multifida	50-100	5-10	8-10	11-14	0,7	1/2	+	4	2M	arc	an	0	1		+
43 - J. podagrica	50-100	5-10	25-35	35-50	0,7	1/2	+	4	2M	an	an	1	1		
Tribu 7 - MANIHOTEAE															
44 - Manihot carthaginensis	30-80	2-5	12-19	23-35	0,6	1/2	+	4	2M	5 f	5-9 f	1	1	+	+
45 - M. tweedieana	10-55	3-5	13-20	18-35	0,6	1/3	+	4	2M	5 f	5-9 f	1	1	+	+
46 - M. utilissima	5-15	3-6	10-15	17-22	0,6	2/3	+	4	2M	5 f	5-9 f	1	1	+	+
Tribu 8 - HIPPOMANEAE															
47 - Colliguaya odorifera	10-40	1-3	12-15	18-23	0,6	1/4	-	4	2M	3 f	3 f	2	2	+	
48 - Homalanthus populifolius	20-50	1-3	3-5	10-14	0,3	1/10	+	4	2M	5 f	xf	1	1	+	+
49 - H. populneus	30-50	1-3	4-6	9-12	0,5	1/10	+	4	2M	5 f	xf	1	1	+	+
50 - Hura crepitans	50-150	3-7	20-30	20-30	1	1/2	+	8	4L	an	an	2	1	+	+
51 - Sapium sebiferum	60-150	2-3	10-15	13-20	0,7	1/10	+	4	2M	3 f	arc	1	1		+
52 - Sebastiana klotzschiana	25-35	1	12-16	15-22	0,7	1/10	+	4	2M	3 f	3 f	1	1	+	+
Tribu 9 - DALECHAMPIEAE															
53 - Dalechampia scandens	20-40	1-2	15-20	13-22	1	1/2	+	4	2M	5-7 f	5-7 f	1	1	+	+
54 - D. spathulata	10-30	1-2	9-15	11-16	0,9	1/10	+	4	2M	5 f	5-7 f	1	1		+

EUPHORBIOIDEAE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Tribu 10 - EUPHORBIEAE															
55 - Euphorbia hirta	5-20	<1	1,5-2	2-3	0,7	1/3	+	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
56 - E. nutans	8-15	<1	1,5-2	3-4	0,5	1/10	+	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		+
57 - E. chamaesyce	4-10	<1	1,5-2	2,5-3	0,6	1/10	+	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
58 - E. humifusa	5-10	<1	1,5-2	2-3	0,7	1/5	+	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
59 - E. maculata	5-20	<1	1-1,5	2-2,5	0,5	1/5	+	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
60 - E. peplis	15-25	1-2	2,5-3,5	6-7	0,4	1/4	+	4	2M,2I	3 f	3 f	1-2	1-2		
61 - E. polygonifolia	15-40	1-2	2-3	4-6	0,4	1/4	+	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
62 - E. prostrata	5-15	<1	1,5-2,5	3-4	0,5	1/4	+	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
63 - E. serpens	2-15	<1	1-1,5	2-2,5	0,5	1/5	+	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
64 - E. serpyllifolia	5-20	<1	2-2,5	2,5-3	0,8	1/4	+	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
65 - E. marginata	50-90	2-3	8-11	13-17	0,6	1/3	+	6	2M,2I	3 f	3 f	2-3	2	+	+
66 - E. cyathophora	40-70	1-3	7-11	12-17	0,6	1/3	+	6	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	+
67 - E. dentata	20-40	2	7-9	9-11	0,8	1/3	+	6	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	+
68 - E. heterophylla	40-80	1-3	6-9	11-16	0,5	1/2	+	6	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	+
69 - E. pulcherrima	70-110	2-4	25-30	35-40	0,7	1/4	+	6	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	+
70 - E. aphylla	13-20	1-3	2-2,5	6-8	0,3	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2	1	+	+
71 - E. mauritanica	11-18	1-2	2-3	10-12	0,2	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	0		
72 - E. cærulescens	5-9	4	3-4	3-4	1	0	+	4	2M,2I	3 f	3 f	1	0		
73 - E. Cooperi	11-30	2-6	4-5	5-6	0,8	0	+	4	2M,2I	3 f	3 f	0	0		
74 - E. ingens	20-30	2-9	6-8	11-16	0,5	0	+	6	2M,2I	3 f	3 f	0	0		
75 - E. officinarum	10-15	1-7	1,5	2	0,7	0	+	4	2M,2I	3 f	3 f	0	0		
76 - E. pseudocactus	10-22	2-5	5-6	6-7	0,8	0	+	4	2M,2I	3 f	3 f	0	0		
77 - E. triangularis	10-20	1-5	4-6	6-7	0,7	0	+	6	2M,2I	3 f	3 f	0	0		
78 - E. caput-medusae	12-40	1-6	5-7	7-10	0,7	0	-	6	2M,2I	3 f	3 f	2	4		
79 - E. bubalina	21-60	2-8	7-9	11-14	0,6	0	-	6	2M,2I	3 f	3 f	2	1	+	+
80 - E. lathyris	60-200	2-5	2,5-3,5	27-35	0,1	0	-	6	2M,2I	3 f	3 f	1	1		+
81 - E. balsamifera	22-40	2	7-8	13-15	0,5	1/10	-	6	2M,2I	3 f	3 f	1-2	1-2		
82 - E. dendroides	30-60	2-3	4-5	12-16	0,3	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
83 - E. mellifera	50-70	1-3	8-13	12-16	0,9	1/4	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		+
84 - E. obtusifolia	25-45	2	2-2,5	19-23	0,1	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
85 - E. serrata	30-60	2	2-3	20-23	0,1	0	-	6	2M,2I	3 f	3 f	3	3	+	+
86 - E. altissima	7-20	2	4-6	6-9	0,6	1/2	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
87 - E. apios	7-22	2	5-7	9-10	0,5	1/2	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
88 - E. Canuti	8-14	1	4-5	5-7	0,8	1/2	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
89 - E. ceratocarpa	12-30	1	4-6	7-9	0,6	1/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
90 - E. corallioides	20-40	1-2	5-8	8-10	0,7	1/2	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
91 - E. cuneifolia	10-25	<1	3-4	3-4,5	0,9	1/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
92 - E. dulcis	12-25	1	5-6	6-8	0,8	1/2	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	+

EUPHORBIOIDEAE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
93 - Euphorbia fragifera	10-18	1-2	5-7	8-10	0,6	1/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2-3	1-2	+	+
94 - E. helioscopia	20-40	1-2	4,5-6	6-8	0,7	2/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
95 - E. Lagascae	40-90	1-3	3,5-6	10-18	0,3	1/10	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		+
96 - E. lingulata	12-25	1	4-5	5-7	0,7	1/2	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
97 - E. palustris	8-20	2-4	8-9	10-12	0,7	1/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
98 - E. platyphyllos	13-35	1	5-6	6,5-7,5	0,8	1/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
99 - E. polychroma	12-35	1	5-6	6-8	0,7	1/2	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
100 - E. polygalifolia	10-30	1	4-5	6-8	0,6	1/2	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
101 - E. pterococca	12-15	1	4-5	4-5	1	1/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
102 - E. pubescens	6-20	1	5-7	7-9	0,7	1/4	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
103 - E. soongarica	20-30	1	5-6	7-10	0,6	1/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
104 - E. spinosa	5-15	2	4-5,5	5-7,5	0,7	1/4	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
105 - E. squamigera	15-25	1	6-8	9-12	0,6	1/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
106 - E. stricta	10-25	<1	2,5-3,5	3,5-4,5	0,7	1/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
107 - E. thamnoides	7-15	2	5-7	8-11	0,6	1/4	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
108 - E. villosa	7-15	1-2	6-9	8-11	0,8	2/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
109 - E. Welwitschii	5-15	1-2	5-7	7-11	0,6	1/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2	1	+	
110 - E. amygdaloides	20-50	1	3-3,5	7-8,5	0,4	1/10	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
111 - E. characias	15-25	2	6-7	15-18	0,4	1/10	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2	2	+	
112 - E. cyparissias	20-25	1	2-3	8-9	0,2	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		+
113 - E. esula	10-40	1	3-3,5	7-8	0,4	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
114 - E. exigua	15-25	1	0,5-1	3,5-4	0,2	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		+
115 - E. falcata	20-30	1	2-2,5	4-5	0,5	1/2	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
116 - E. medicaginea	30-50	1	1-2	13-15	0,1	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2	1		+
117 - E. nicaeensis	8-15	1	3-5	6-9	0,5	1/10	-	4	2M,2I	3 f	3 f	3	3	+	
118 - E. paralias	17-30	1	3-4	6-9	0,5	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	5	2		
119 - E. peplus	10-25	1	2,5-4	5-7	0,5	1/3	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
120 - E. pinea	18-40	1	2,5-4,5	7-10	0,4	1/4	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2	2		
121 - E. pithyusa	6-12	1	2,5-3,5	3-4	0,8	1/4	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2	2	+	
122 - E. portlandica	18-25	1	2,5-3	6-9	0,3	1/10	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2	1-2		
123 - E. rothiana	30-50	1-2	5-7	15-23	0,3	1/10	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1		
124 - E. segetalis	16-26	1	2-3,5	4-6,5	0,5	1/10	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2	2		
125 - E. seguieriana	15-20	1	2-3	5-7	0,4	1/10	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	2		
126 - E. taurinensis	20-50	1	2-3	8-10	0,3	1/10	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2	1		
127 - E. terracina	30-40	1	3-4	20-29	0,1	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2	2		+
128 - E. virgata	20-40	1	3-4	12-15	0,2	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	2		
129 - E. Wulfenii	20-40	1-2	7-9	11-18	0,5	0	-	4	2M,2I	3 f	3 f	1	1	+	
130 - E. biglandulosa	25-35	1-2	4-6	9-11	0,5	1/10	-	6	2M,2I	3 f	3 f	2	3	+	
131 - E. corsica	13-21	1-2	5,5-6,5	12-13	0,5	1/10	-	4	2M,2I	3 f	3 f	2	3	+	

— le parenchyme cortical à méats réduits, comprenant 4-6 assises de cellules, au stade cotylédonaire ;
— l'endoderme à bandes de Caspary peu différenciées ;
— le péricycle cellulosique ;
— deux faisceaux de xylème (1) à différenciation centripète alternant avec deux masses de phloème. Il s'agit donc d'une racine diarche. Au stade cotylédonaire, les deux faisceaux de xylème sont séparés par quelques cellules médullaires. Dès le stade à deux feuilles primordiales, ils se rejoignent en une seule bande ligneuse entourée d'un cambium dont les cellules commencent à se cloisonner tangentiellement.

2 — *STRUCTURE DE L'HYPOCOTYLE.*

Une coupe de la partie médiane de l'hypocotyle, au stade cotylédonaire, comporte de l'extérieur vers l'intérieur ;
— l'épiderme, dont quelques cellules sont mucigènes ou différenciées en papille ;
— le parenchyme cortical, formé de cellules arrondies dont certaines, généralement situées dans les assises les plus internes, renferment des tannins et sont disposées en files longitudinales ;
— l'endoderme et le péricycle, peu différenciés, mais avec de nombreuses cellules tannifères ;
— les faisceaux xylémo-phloémiens, à disposition bien particulière : on distingue deux faisceaux de xylème à différenciation centripète comme dans la racine et quatre faisceaux comportant chacun un massif de phloème et un massif de xylème superposés. Les quatre pôles de xylème à différenciation centrifuge ne sont pas situés dans le plan de symétrie des faisceaux correspondants, mais au contact des deux faisceaux de xylème centripète, donnant ainsi à la coupe une symétrie bilatérale ;
— le centre de la coupe est occupé par un parenchyme médullaire dont quelques cellules contiennent des tannins.

Au stade à deux feuilles primordiales, le cambium a fonctionné. Il a donné des formations secondaires abondantes avec liber et bois répartis en deux arcs et non en cercle continu, car les cellules cambiales situées en face des faisceaux de xylème centripète se cloisonnent tardivement. La symétrie bilatérale de la coupe est accen-

(1) Nous désignerons par **xylème** et **phloème** les tissus conducteurs mis en place par procambisation à partir du méristème apical, réservant les termes de **bois** et **liber** aux formations secondaires d'origine cambiale. Nous qualifierons de **mixtes** les formations (nervures par exemple) comportant à la fois des tissus primaires et secondaires.

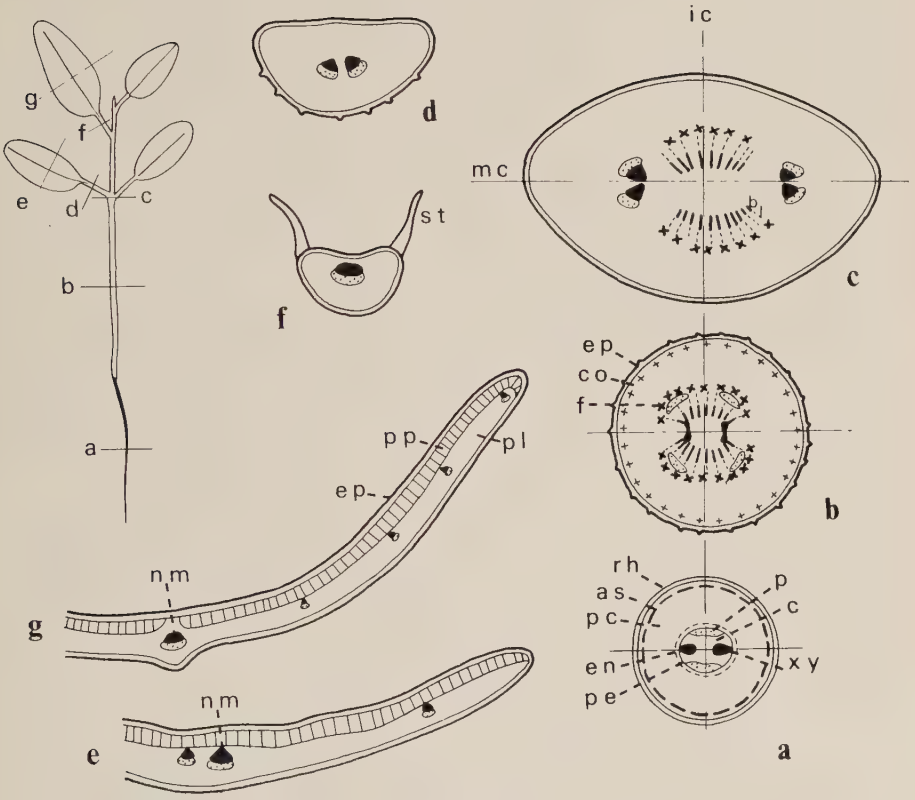


Fig. 3. — Plantule d'**Andrachne colchica** au stade à deux feuilles primordiales (G×27).

a. Région moyenne de la racine. b. Milieu de l'hypocotyle. c. nœud cotylédonaire. d. Milieu du pétiole cotylédonaire. e. Milieu du limbe cotylédonaire. f. Milieu du pétiole d'une feuille primordiale. g. Milieu du limbe d'une feuille primordiale.
as, assise subéreuse ; b. bois ; c, cambium ; co, collenchyme hypodermique ; en, endoderme ; ep, épidreme ; f, fibres périlibériennes ; ic, plan intercotylédonaire ; l, liber ; mc, plan médian cotylédonaire ; nm, nervure médiane ; p, phloéme ; pe, péricycle ; pc, parenchyme cortical ; pl, parenchyme lacuneux ; pp, parenchyme palissadique ; rh, rhizoderme ; st, stipules ; xy, xylème.

tuée par le développement de deux arcs de fibres cellulosiques dans la zone périlibérienne. L'assise sous-épidermique devient collenchymateuse.

3 — *STRUCTURE DU NŒUD COTYLEDONAIRE.*

Au niveau du nœud cotylédonaire, chaque groupe de faisceaux xylémo-phloémiens centrifuges et le xylème centripète en voie de disparition s'écartent vers le parenchyme cortical, créant une lacune entre les deux arcs de formations secondaires. Chaque groupe xylémo-phloémien ainsi individualisé se poursuit dans le pétiole cotylédonaire. Les arcs libéro-ligneux restants constituent la vascularisation de l'épicotyle. La structure nodale réalisée pour chaque cotylédon est de type *unilacunaire à deux traces vasculaires.*

Chaque ensemble vasculaire que l'on peut suivre de la racine jusqu'aux cotylédons constitue un *convergent médian cotylédonaire.*

4 — *STRUCTURE DES COTYLEDONS.*

Le pétiole cotylédonaire, à section semi-circulaire, comporte un épiderme papilleux, un parenchyme cortical à grandes cellules et, en son centre, le groupe vasculaire formant le convergent médian cotylédonaire. Les faisceaux centripètes ont cessé de se différencier de sorte que, dans le pétiole, on n'observe plus que deux faisceaux xylémo-phloémiens et un début de formations secondaires.

Le limbe comprend dans sa partie moyenne : l'épiderme supérieur à cellules mucigènes, une assise de parenchyme palissadique, les nervures formées chacune d'un faisceau xylémo-phloémien (la nervure médiane ayant quelques cellules de liber et bois secondaires), un parenchyme lacuneux réparti entre les nervures et au-dessous, et enfin l'épiderme inférieur.

5 — *STRUCTURE DES FEUILLES PRIMORDIALES.*

La structure du limbe des premières feuilles est très voisine de celle des cotylédons, la seule différence résidant dans l'interruption de l'assise de parenchyme palissadique au-dessus de la nervure principale. On y observe également des cellules à tannin le long des nervures.

L'origine de la vascularisation des feuilles primordiales est différente de celle des cotylédons, les convergents passant entièrement dans le pétiole cotylédonaire. C'est du cylindre central épicotylaire que sont issues les nervures des feuilles. Le nœud foliaire a une structure unilacunaire mais à une seule trace vasculaire. Le pétiole renferme un arc libéro-ligneux postérieur mixte. Les structures nodales et pétiolaires sont les mêmes chez les feuilles définitives.

En résumé, le système vasculaire des plantules du genre *Andrachne* est caractérisé par :

— la présence de deux convergents médians cotylédonaires, chacun étant à l'origine d'une nervation cotylédonaire de type *Phyllanthus* que nous avons déjà définie ;
— une évolution vasculaire basifuge faible, puisque le xylème centripète se différencie jusqu'au niveau du pétiole cotylédonaire ;
— une structure nodale cotylédonaire unilacunaire à deux traces ;
— une structure nodale foliaire unilacunaire à une seule trace.

II. — NOMBRE DE POLES XYLEMIENS DE LA RACINE ET NOMBRE DE CONVERGENTS.

Chez les plantules à deux convergents, le nombre théorique de pôles xylémiens de la racine est deux. Mais nous avons vu dans de nombreux cas (*Glochidion, Phyllanthus, Bridelia, Croton, Caperonia, Chrozophora, Mallotus, Beyeria, Manihot, Sapium, Dalechampia*) des racines tétrarches ou plus rarement triarches. Les faisceaux supplémentaires se développent sur toute la longueur de la racine ou dans ses parties proximales et médianes seules, l'apex restant fréquemment diarche.

Les plantules à quatre convergents ont leur racine généralement tétrarche. Des variations importantes peuvent cependant être observées, particulièrement dans le genre *Euphorbia* chez lequel les racines sont souvent triarches, les chiffres 2 et 5 ayant été observés mais de façon exceptionnelle. Il peut exister jusqu'à 10 faisceaux chez *Aleurites Fordii.*

Le nombre de pôles xylémiens radiculaires n'est donc pas fixé chez les Euphorbiacées. Il montre une certaine amplitude de variation au niveau du genre et de l'espèce. C'est pourquoi nous ne tenons compte que de la structure hypocotylaire et cotylédonaire pour déterminer le nombre de convergents d'une plantule. Celui-ci se montre constant à l'intérieur de chaque genre, à l'exception des plantules anormales à trois cotylédons. Nous avons mis en évidence deux cas :

— plantules à deux convergents : *Andrachne, Antidesma, Drypetes, Fluggea, Glochidion, Phyllanthus, Securinega, Bridelia, Croton, Caperonia, Chrozophora, Acalypha, Mallotus, Mercurialis, Beyeria, Cluytia, Jatropha, Manihot, Colliguaya, Homalanthus, Sapium, Sebastiana, Dalechampia ;*

— plantules à quatre convergents : *Bischoffia, Aleurites, Ricinus, Hura, Euphorbia.*

Nous constatons une certaine indépendance entre la structure radiculaire et la structure caulinaire, fait que les travaux antérieurement consacrés aux plantules d'Euphorbiacées ne laissaient pas prévoir, hormis ceux de RIVIÈRE (1940) sur *Ricinus communis*.

Remarquons aussi qu'à la structure anatomique à deux convergents correspondent les nervations cotylédonaires basées sur la présence de deux cordons vasculaires pétiolaires, c'est-à-dire les types *Mercurialis* et *Phyllanthus*. La structure à quatre convergents se trouve à l'origine des types *Bischoffia, Hura* (quatre cordons vasculaires pétiolaires), *Anisophyllum* et *Diacanthium* (trois cordons pétiolaires).

III. — PASSAGE DE LA STRUCTURE ALTERNE A LA STRUCTURE SUPERPOSEE

La vitesse de passage de la structure radiculaire à la structure caulinaire, de même que l'intervalle hypocotylaire nécessaire à ce passage sont constants à l'intérieur d'un même genre. Cela revient à dire que les différentes espèces d'un même genre se comportent toutes de la même manière au point de vue de l'accélération basifuge qui caractérise l'évolution des structures vasculaires de la racine à la tige. Les différents cas observés sont les suivants :

a) Le phénomène s'effectue sur toute la hauteur de l'hypocotyle, le xylème alterne persistant jusque dans le pétiole cotylédonaire, ce qui correspond à une *accélération basifuge faible*. C'est le cas de nombreuses plantules à deux convergents : *Andrachne, Antidesma, Drypetes, Fluggea, Glochidion, Phyllanthus, Securinega, Acalypha, Mercurialis, Homalanthus.*

b) Le passage de la structure alterne à la structure superposée s'effectue sur toute la hauteur de l'hypocotyle pour deux des convergents, à la base de l'hypocotyle pour les deux autres, d'où une *accélération basifuge différentielle* correspondant à un cas moyen qui se trouve réalisé chez certaines plantules à quatre convergents : *Bischoffia.*

c) Le passage de la structure alterne à la structure superposée s'effectue dans la moitié inférieure de l'hypocotyle, d'où une *accélération basifuge moyenne* que l'on rencontre chez des plantules à deux convergents : *Bridelia, Croton, Cluytia, Colliguaya, Sebastiana.*

d) Le passage de la structure alterne à la structure superposée s'effectue rapidement au niveau du collet d'où une *forte accélération basifuge* qui se présente chez des plantules à deux convergents : *Caperonia, Chrozophora, Mallotus, Beyeria, Jatropha, Manihot, Sa-*

pium, Dalechampia et des plantules à quatre convergents : *Aleurites, Ricinus, Hura, Euphorbia.*

Ce groupement suivant la valeur de l'intervalle de passage de la structure radiculaire à la structure caulinaire permet de remarquer que les plantules à faible accélération basifuge se trouvent uniquement parmi les genres à deux convergents, alors que les plantules à quatre convergents ont généralement une accélération basifuge intense ; la seule exception à ce dernier fait se rapporte à *Bischoffia.*

IV. — VALEUR DE L'ACCELERATION BASIFUGE ET DETERMINATION DES NIVEAUX DE SOUDURES FASCICULAIRES.

Le nombre des convergents et les différentes valeurs de l'accélération basifuge déterminent plusieurs structures hypocotylaires. La structure des plantules à deux convergents est celle décrite chez *Andrachne colchica.* L'hypocotyle montre quatre faisceaux xylémophloémiens, chaque demi-convergent médian cotylédonaire étant bien individualisé dans l'hypocotyle ; ces derniers se rapprochent et se soudent dans le limbe cotylédonaire où ils produisent une nervation de type *Phyllanthus.* Chez les plantules de type *Mercurialis* les deux demi-convergents se rapprochent dans le limbe mais sans qu'il y ait fusion des faisceaux vasculaires.

Chez les plantules à quatre convergents plusieurs dispositions peuvent être reconnues. Lorsque les moitiés des quatre convergents sont individualisées sur toute la hauteur de l'hypocotyle, celui-ci présente huit faisceaux xylémo-phloémiens. Parmi ces convergents deux sont médians et produisent la nervure principale de chaque cotylédon, les deux autres sont intercotylédonaires ; chaque demi-convergent intercotylédonaire passe dans le cotylédon situé du même côté et y forme une nervure marginale du limbe ; il s'agit alors du type *Bischoffia.* Les quatre convergents du type *Hura* sont au contraire latéraux cotylédonaires, deux convergents entiers innervant chaque cotylédon.

Dans le genre *Euphorbia* un fait nouveau a été mis en évidence : la soudure progressive des deux demi-convergents sur toute la hauteur de l'hypocotyle. Certaines espèces montrent ce phénomène pour les seuls convergents médians ; l'hypocotyle possède alors six faisceaux xylémo-phloémiens. Chez d'autres, la soudure atteint les deux demi-convergents médians et les deux demi-convergents intercotylédonaires, d'où la présence de quatre faisceaux xylémo-phloémiens hypocotylaires. De nombreux cas intermédiaires ont été observés. Le passage de la structure alterne à la structure superposée est extrêmement rapide et se produit sur une hauteur de moins de

1 mm au niveau du collet ou immédiatement en dessous ; l'accélération basifuge est donc très intense.

Notre interprétation de la vascularisation des plantules du genre *Euphorbia* diffère de celle, classique, de Boureau (1954) appuyée sur les travaux de Gravis (1943) : « Certaines plantules de Dicotylédones ont trois convergents dans la racine (*Euphorbia peplus*...). Deux convergents jouent le rôle de convergent médian cotylédonaire, alors que le troisième joue le rôle de convergent asymétrique en rapport avec la première feuille épicotylée ». Ceci ne correspond pas à nos observations. Le nombre de convergents est déterminé d'après le nombre de pôles de xylème de la racine. Or, celui-ci n'est pas constant pour une espèce donnée. Chez *Euphorbia peplus* en particulier, nous avons observé des radicules à 2, 3, 4 et 5 faisceaux de xylème, mais l'hypocotyle présente toujours quatre faisceaux. Un phénomène de régulation du nombre des pôles de xylème intervient dans les derniers millimètres de la racine près du collet, en même temps que s'élaborent les faisceaux superposés. Nous n'avons jamais observé de convergent en rapport avec la première feuille. La vascularisation primaire de l'hypocotyle passe entièrement dans les cotylédons. Celle de l'épicotyle prend naissance entre les quatre faisceaux hypocotylaires et, au stade à deux feuilles primordiales, elle atteint à peine le milieu de l'hypocotyle. La vascularisation de l'épicotyle ne saurait donc provenir de la racine.

Les différents cas reconnus peuvent être classés dans le tableau synoptique suivant :

— Pas de soudure des deux moitiés des convergents médians cotylédonaires ; les deux cordons vasculaires ne se rapprochent que dans le limbe cotylédonaire, mais sans fusion des faisceaux, créant les nervations de type *Mercurialis* et *Hura*.
  + Faible accélération basifuge : *Acalypha*.
  + Forte accélération basifuge : *Hura*.

— Rapprochement et coalescence des deux demi-convergents médians cotylédonaires dans le limbe, puis dichotomie de la nervure médiane produisant une nervation de type *Mercurialis*.
  + Faible accélération basifuge : *Mercurialis, Homalanthus*.
  + Accélération basifuge moyenne : *Bridelia*.
  + Forte accélération basifuge : *Caperonia, Chozophora, Mallotus, Sapium, Dalechampia*.

— Coalescence complète des deux demi-convergents médians cotylédonaires sur toute la longueur du limbe.
  + Nervation de type *Phyllanthus*.
    = Faible accélération basifuge : *Andrachne, Antidesma, Drypetes, Fluggea, Glochidion, Phyllanthus, Securinega*.
    = Accélération basifuge moyenne : *Croton, Cluytia, Colliguaya, Sebastiana*.

= Forte accélération basifuge : *Beyeria, Jatropha, Manihot.*
+ Nervation de type *Bischoffia.*
= Accélération basifuge moyenne : *Bischoffia.*
= Forte accélération basifuge : *Aleurites Fordii, Ricinus.*

— Coalescence des deux demi-convergents médiants sur toute la longueur du limbe et du pétiole cotylédonaire (nervation de type Bischoffia), forte accélération basifuge : *Aleurites trisperma.*

— Soudure des deux demi-convergents médians sur toute la longueur des cotylédons (correspondant aux nervations de types *Anisophyllum* et *Diacanthium*) et sur toute la hauteur de l'hypocotyle (hypocotyle à six faisceaux) avec une forte accélération basifuge : *Euphorbia* sections *Adenopetalum, Poinsettia, Euphorbium p.p.* (sous-sections *Diacanthium p.p. Medusea, Treisia*), *Tithymalus p.p.* (sous-sections *Decussatae, Pachycladae p.p., Carunculares* et *Myrsiniteae p.p.*).

— Soudure des deux moitiés des convergents médians comme dans le cas précédent et soudure des deux moitiés des convergents intercotylédonaires sur toute la hauteur de l'hypocotyle (nervation de type *Anisophyllum* ou *Diacanthium* et hypocotyle à quatre faisceaux) avec forte accélération basifuge : *Euphorbia* sections *Anisophyllum, Euphorbium p.p.* (sous-sections *Tirucalli* et *Diacanthium p.p.*), *Tithymalus p.p.* (sous-sections *Pachycladae p.p., Galarrhaei, Esulae* et *Myrsiniteae p.p.*).

Les moitiés des convergents médians cotylédonaires sont entièrement séparées chez des plantules à faible accélération basifuge (*Acalypha*). Le cas de *Hura crepitans* est différent, car il s'agit de quatre convergents latéraux cotylédonaires. Dans le groupe de genres à nervation de type *Mercurialis,* la dichotomie est de plus en plus courte, par conséquent la fusion fasciculaire de plus en plus longue, quand l'accélération basifuge est plus intense.

Parmi les genres à nervation de type *Phyllanthus* et *Bischoffia,* certains ont une accélération basifuge faible, d'autres forte. Mais ici aussi le phénomène de soudure se produit sur une plus grande longueur chez les plantules à forte accélération basifuge (*Aleurites trisperma* : fusion sur toute la longueur du limbe et du pétiole).

La coalescence des faisceaux, dans l'hypocotyle, ne s'observe que chez des plantules à accélération basifuge intense (*Euphorbia*). En outre, dans le genre *Euphorbia,* les faisceaux provenant des convergents intercotylédonaires viennent se joindre au convergent médian pour former la nervure médiane limbaire chez les espèces de type *Anisophyllum.* Ce phénomène est surtout fréquent chez les *Euphorbia* à hypocotyle tétrafasciculé.

V. — STRUCTURE NODALE.

1 — *NŒUD COTYLEDONAIRE.*

La structure hypocotylaire détermine celle du nœud cotylédonaire. Cette structure nodale, constante pour un genre donné, dépend

d'une part du nombre de convergents de la plantule (chaque convergent créant au moins une brèche dans le cylindre central), d'autre part du développement des formations secondaires. Celles-ci peuvent provoquer la fragmentation soit de la brèche unique d'une structure unilacunaire, soit de la brèche médiane d'une structure trilacunaire. Nous distinguons les possibilités suivantes (fig. 4) :

a) **Plantules à deux convergents.**

— Structure nodale unilacunaire à double trace (accélération basifuge faible, moyenne ou forte) : *Andrachne, Antidesma, Drypetes, Fluggea, Glochidion, Phyllanthus, Securinega, Bridelia, Acalypha, Mercurialis, Beyeria, Cluytia, Colliguaya, Homalanthus, Sapium, Sebastiana ;*

— Structure nodale bilacunaire (accélération basifuge moyenne ou forte) : *Croton, Caperonia, Chrozophora, Mallotus, Jatropha, Dalechampia ;*

— Structure nodale trilacunaire où le faisceau médian provient de l'arc libéro-ligneux développé entre les deux demi-convergents (forte accélération basifuge) : *Manihot.*

b) **Plantules à quatre convergents**

— Structure nodale trilacunaire à double trace médiane (accélération basifuge moyenne ou forte) : *Bischoffia, Aleurites ;*

— Structure nodale trilacunaire à trace médiane simple, le faisceau médian provenant de la soudure des deux demi-convergents médians cotylédonaires (accélération basifuge très forte): *Euphorbia ;*

— Structure nodale quadrilacunaire (forte accélération basifuge) : *Ricinus, Hura.*

Pour des raisons ontogéniques le développement des formations secondaires soit dans la brèche unique, soit dans la brèche médiane, est lié à l'accélération basifuge des convergents. En effet, le cambium ne se cloisonne pas face aux faisceaux de xylème alternes. Il ne donne naissance à du bois et du liber que lorsque ces faisceaux ne se différencient pas dans l'hypocotyle, c'est-à-dire chez les plantules à forte accélération basifuge. Il y a donc tendance à l'augmentation du nombre de brèches nodales corrrélativement à l'intensification de l'accélération basifuge.

2 — *EVOLUTION ONTOGENIQUE DE LA STRUCTURE NODALE.*

Comme les autres traits essentiels (nombre de convergents, accélération basifuge) la structure nodale est constante dans chaque genre. Ses caractéristiques aux différents niveaux (cotylédons, feuilles

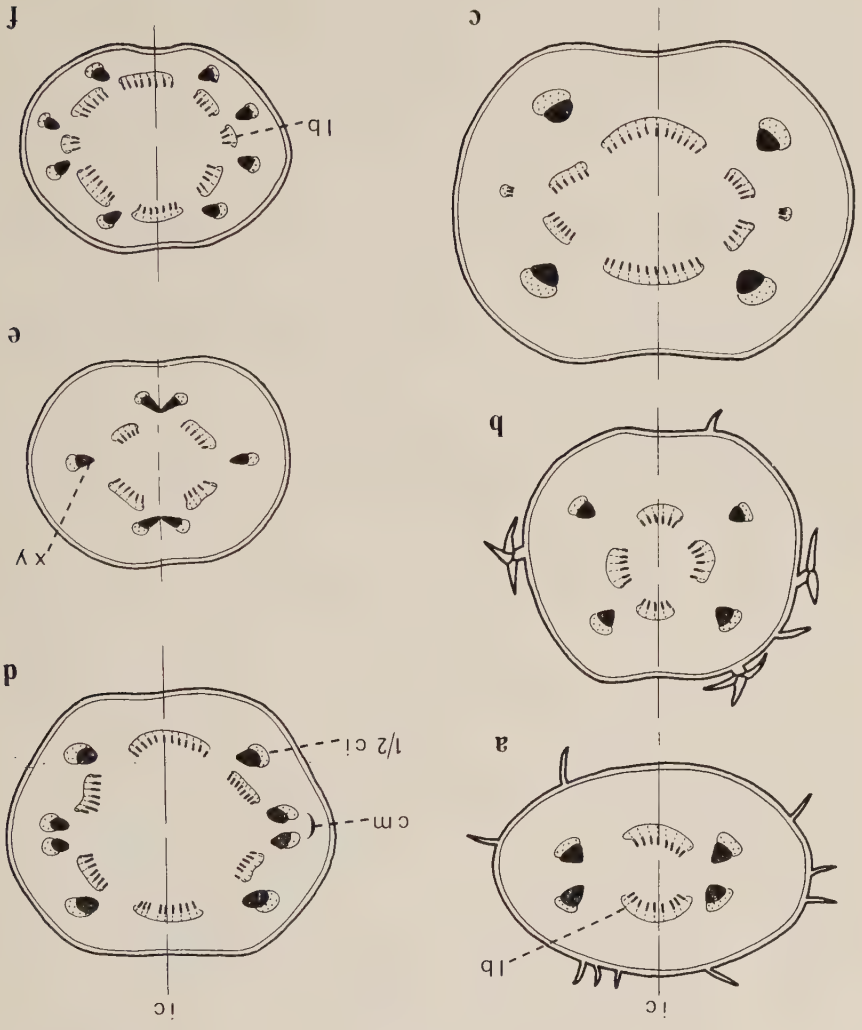


Fig. 4. — Structure nodale cotylédonaire.

Plantules à deux convergents : a. Structure nodale unilacunaire à double trace (**Bridelia monoica,** G×30). b. Structure nodale bilacunaire (**Croton bonplandianum,** G×30). c. Structure nodale trilacunaire (**Manihot utilissima**, G×12).

Plantules à quatre convergents : d. Structure nodale trilacunaire à double trace médiane (**Aleurites trisperma,** G×7). e. Structure nodale trilacunaire à trace médiane simple (**Euphorbia hirta,** G×30). f. Structure nodale quadrilacunaire (**Ricinus communis,** G×7).
ic, plan intercotylédonaire ; lb, formations libéro-ligneuses ; xy, xylème centrifuge ; cm, convergent médian cotylédonaire ; 1/2 ci, demi-convergent intercotylédonaire.

primordiales, feuilles définitives) peuvent se résumer de la manière suivante :

a) **Cotylédons à nœuds unilacunaires.**

— Feuilles primordiales et feuilles définitives à nœuds unilacunaires : *Andrachne, Drypetes, Fluggea, Securinega, Beyeria, Cluytia ;*

— Feuilles primordiales à nœuds unilacunaires et feuilles définitives à nœuds trilacunaires : *Antidesma, Glochidion, Phyllanthus, Bridelia ;*

— Feuilles primordiales et définitives à nœuds trilacunaires : *Acalypha, Mercurialis, Colliguaya, Homalanthus, Sapium, Sebastiana.*

b) **Cotylédons à nœuds bilacunaires.**

— Feuilles primordiales et feuilles définitives à nœuds trilacunaires : *Croton, Caperonia, Chrozophora, Mallotus, Jatropha, Dalechampia.*

c) **Cotylédons à nœuds trilacunaires.**

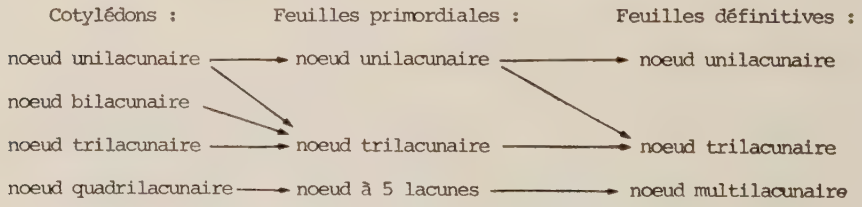
— Feuilles primordiales et feuilles définitives à nœuds trilacunaires : *Bischoffia, Aleurites, Manihot, Euphorbia.*

d) **Cotylédons à nœuds quadrilacunaires.**

— Feuilles primordiales et feuilles définitives à nœuds trilacunaires : *Hura ;*

— Feuilles primordiales à nœuds à cinq lacunes et feuilles définitives à nœuds multilacunaires : *Ricinus.*

Les nœuds cotylédonaires sont de quatre types, unilacunaire, bilacunaire et trilacunaire chez les plantules à deux convergents, trilacunaires et quadrilacunaire chez les plantules à quatre convergents. L'évolution ontogénique de la structure nodale se fait d'une façon générale dans le sens de la stabilité ou de l'augmentation du nombre de brèches (sauf pour le genre *Hura*) (1) :



(1) Le genre *Hura* fait exception avec un nœud cotylédonaire à 4 lacunes et des nœuds foliaires trilacunaires. Ce genre se singularise aussi par d'autres caractères : partage en deux des massifs de phloème alternes dans la racine, convergents en position diagonale dans l'hypocotyle.

VI. — EVOLUTION ONTOGENIQUE DE LA CHAINE FOLIAIRE.

La chaîne pétiolaire des cotylédons est la continuation directe de la vascularisation de l'hypocotyle et correspond à la moitié de cette dernière, pour chaque cotylédon. Elle est directement liée au nombre des convergents de la plantule, ainsi qu'aux niveaux des soudures fasciculaires. Les plantules à deux convergents possèdent des pétioles cotylédonaires à deux faisceaux xylémo-phloémiens, alors que les plantules à quatre convergents ont quatre ou trois faisceaux suivant le niveau des soudures fasciculaires.

Les pétioles foliaires ont d'emblée une structure plus complexe. Les chaînes les plus simples, chez les feuilles primordiales, comportent un arc libéro-ligneux ou bien trois faisceaux séparés, les plus complexes un anneau complet ou un cercle de faisceaux libéro-ligneux ; la structure est encore à peu près constante pour chaque genre, les variations portant essentiellement sur le nombre des faisceaux. La structure pétiolaire de l'adulte se complique par le plissement de la chaîne, l'augmentation du nombre de faisceaux et l'adjonction de faisceaux corticaux et médullaires. Cette disposition n'est plus générique mais simplement spécifique.

Les principaux arrangements observés au niveau des pétioles sont :

a) Pétiole cotylédonaire à deux faisceaux xylémo-phloémiens.

— Pétiole des feuilles primordiales comportant un arc simple.

+ Pétiole des feuilles définitives présentant également un arc simple : *Andrachne, Drypetes, Fluggea, Phyllanthus, Securinega, Beyeria, Cluytia.*

+ Pétiole des feuilles définitives avec un arc plissé : *Glochidion, Bridelia.*

+ Pétiole des feuilles définitives avec un anneau libéro-ligneux et des faisceaux corticaux : *Antidesma.*

— Pétiole des feuilles primordiales à trois faisceaux.

+ Pétiole des feuilles définitives à trois faisceaux : *Mercurialis, Colliguaya, Sebastiana.*

+ Pétiole des feuilles définitives à cinq faisceaux : *Acalypha.*

+ Pétiole des feuilles définitives à trois-sept faisceaux : *Caperonia, Chrozophora.*

+ Pétiole des feuilles définitives avec un arc plissé : *Sapium.*

+ Pétiole des feuilles définitives avec un cercle de faisceaux et des faisceaux corticaux : *Croton.*

— Pétiole des feuilles primordiales à cinq-sept faisceaux.
+ Pétiole des feuilles définitives à cinq-neuf faisceaux : *Dalechampia, Manihot.*
+ Pétiole des feuilles définitives avec un ou plusieurs cercles de faisceaux et des faisceaux corticaux et médullaires : *Mallotus, Homalanthus.*
— Pétiole des feuilles primordiales avec un anneau simple.
+ Pétiole des feuilles définitives avec un anneau simple : *Jatropha.*
+ Pétiole des feuilles définitives avec un anneau et des faisceaux corticaux : *Croton.*

b) **Pétiole cotylédonaire à trois faisceaux xylémo-phloémiens.**

Les feuilles primordiales et les feuilles définitives ont également trois faisceaux : *Euphorbia.*

c) **Pétiole cotylédonaire à quatre faisceaux xylémo-phloémiens.**

— Pétiole des feuilles primordiales à trois faisceaux et feuilles définitives avec un anneau simple : *Bischoffia.*
— Pétiole des feuilles primordiales et définitives avec un cercle de faisceaux : *Aleurites, Ricinus.*
— Pétiole des feuilles primordiales et définitives avec un anneau simple : *Hura.*

Le maximum de diversification et de complexité de la chaîne pétiolaire est donc atteint chez les genres dont les plantules sont caractérisées par la présence de deux convergents.

ETUDE INFRASTRUCTURALE DES EPIDERMES CHEZ LA PLANTULE ET CHEZ L'ADULTE

L'étude des épidermes a été réalisée aussi bien sur coupes que sur lambeaux et répliques observés en microscopie optique et en microscopie électronique à balayage.

I. — FORME GENERALE DES CELLULES EPIDERMIQUES.

Les cellules épidermiques ont des formes variées (épidermes pavimenteux, épidermes à parois anticlines flexueuses, épidermes en jeu de patience). L'hypocotyle, chez toutes les espèces, est caractérisé par un épiderme à limites cellulaires rectilignes. Les cotylédons, les feuilles primordiales et celles de l'adulte présentent les trois types cellulaires cités et des formes intermédiaires. La morphologie cellulaire épidermique, de même que l'ornementation des parois anticli-

nes (morcellement dû à la succession de zones ponctuationnelles, épaississements et replis membranaires), sont strictement spécifiques et deux espèces voisines peuvent avoir des épidermes différents. Ils ne sauraient donc avoir un intérêt phylogénique dans cette famille.

Les variations ontogéniques de la morphologie cellulaire épidermique sont également spécifiques. Nous avons observé trois sens d'évolution ontogénique valables au niveau de l'espèce :

— épidermes à évolution simplifiante ; les épidermes supérieur et inférieur des cotylédons, des feuilles primordiales et des feuilles définitives sont tous de même type ;
— épidermes à évolution compliquante ; c'est le cas le plus fréquent. Les épidermes supérieur et inférieur des cotylédons sont pavimenteux ou à parois anticlines flexueuses alors que ceux des feuilles définitives sont en jeu de patience ;
— épidermes à évolution simplifiante ; les épidermes supérieur et inférieur des cotylédons et des feuilles primordiales sont en jeu de patience et ceux des feuilles définitives à membranes flexueuses.

II. — DIFFERENCIATIONS DES CELLULES EPIDERMIQUES.

Certaines cellules épidermiques sont différenciées en éléments de forme particulière tels que les papilles et le trichome tecteur, d'autres présentent une spécialisation fonctionnelle comme les cellules épidermiques oxalifères, les cellules à tannins, les cellules mucigènes et différents types de tissus sécréteurs.

1 — *PAPILLES ET TRICHOME TECTEUR.*

Des papilles s'observent à peu près dans tous les groupes systématiques. Cependant elles sont rares dans les tribus à pilosité très développée, telles que les *Crotoneae, Chrozophoreae, Acalypheae, Dalechampieae.* Les cellules papilleuses peuvent se présenter sur toutes les parties de la plante, aussi bien chez la plantule que chez l'adulte. Leur forme varie du type en dôme large, hémisphérique (pl. II, a), à paroi relativement mince, au type en mamelon étroit pouvant mesurer jusqu'à 55 µ de hauteur, à paroi épaissie et lumen cytoplasmique étroit (*Euphorbia corsica,* VERDUS, 1969 a).

La pubescence n'est pas générale chez les Euphorbiacées. Chez les *Phyllanthoideae* n'existent que des poils simples, unicellulaires et pluricellulaires. Et encore peu de genres présentent-ils un tel trichome : *Antidesma, Glochidion* et *Bridelia.* Chez les *Euphorbioideae* au contraire, certaines tribus sont remarquables par l'abondance et la variété du trichome tecteur : les *Crotoneae* (poils étoilés et en

écusson), *Chrozophoreae, Acalypheae* (poils simples), *Dalechampieae* (poils simples et poils oxalifères). Chez les *Euphorbieae*, la pubescence est relativement peu développée (poils simples).

La microscopie électronique à balayage permet de mettre en évidence des différences structurales de ces poils qui, dans tous les cas, ont une surface cuticulaire différente de celle de l'épiderme porteur (par exemple absence de cire, alors que les cellules voisines en sont abondamment pourvues, *Euphorbia characias*, pl. II, a).

L'évolution ontogénique de la pubescence se produit par accroissement des dimensions de la cellule chez les poils unicellulaires, par augmentation du nombre de cellules chez les poils pluricellulaires.

La distinction entre papilles et poils n'est pas aussi tranchée que le sens de ces deux termes. L'étude de quelques plantules (par exemple *Glochidion puberum*) montre un passage graduel de la papille au poil unicellulaire typique le long de l'hypocotyle. Ni l'épaisseur de la paroi, ni le volume et la forme de la cavité cellulaire ne peuvent servir de caractères différentiels car ils sont très fluctuants, dépendant de l'âge de l'organe considéré. Les papilles, chez certaines espèces, coexistent avec des poils unicellulaires ou pluricellulaires, dans le genre *Euphorbia* notamment.

2 — *CELLULES ET POILS OXALIFERES.*

Quelques espèces présentent des cellules épidermiques oxalifères à cristaux prismatiques (*Drypetes australasica*) ou à druses en oursin (*Caperonia, Acalypha, Manihot, Mercurialis perennis, Dalechampia spathulata*). Elles se distinguent des cellules banales par leur taille réduite et leur groupement fréquent par deux ou quatre, parfois en chaîne linéaire.

Le genre *Dalechampia* montre des poils pluricellulaires d'organisation très particulière, dont la cellule apicale renferme un cristal d'oxalate de calcium en forme de bâtonnet, à base légèrement élargie. Des poils semblables existent chez d'autres genres d'Euphorbiacées : *Tragia, Cnesmosa, Acidoton* et *Plukenetia*. Chez quelques espèces ils présentent des propriétés urticantes pour l'homme (Knoll, 1905 ; Webster, 1967 ; Fritz et Gazet du Chatelier, 1967). La même structure se retrouve chez les poils oxalifères des différentes espèces qui en possèdent, qu'elles soient urticantes ou non.

3 — *CELLULES EPIDERMIQUES TANNIFERES ET MUCIGENES.*

Si les tannins sont assez abondants dans les parenchymes, ils sont peu fréquents dans les cellules épidermiques (*Glochidion For-*

tunei, Phyllanthus juglandifolius, Aleurites Fordii, A. trisperma, Mallotus oppositifolius). Les cellules tannifères ne se distinguent pas morphologiquement des cellules banales.

Les cellules à mucilage sont fréquentes chez les *Phyllanthoideae* alors que les *Euphorbioideae* en sont dépourvues. Elles appartiennent au même type cellulaire que les cellules épidermiques banales mais présentent souvent un allongement préférentiel dans le sens de la longueur de l'organe (pl. II, c). Le contenu mucilagineux est aisément identifiable par sa colorabilité au rouge de ruthénium, après fixation au mélange acétate de plomb-acide acétique glacial.

4 — *TISSUS SECRETEURS.*

A l'inverse des cellules mucigènes, les tissus sécréteurs épidermiques sont rares chez les *Phyllanthoideae* (poils glanduleux chez *Antidesma menasu*, dents glanduleuses chez *Drypetes australasica*). Chez les *Euphorbioideae* au contraire, plusieurs types de cellules et poils glanduleux méritent d'être distingués : cellules sécrétrices isolées, de petite taille chez *Croton bonplandianum* par exemple, cellules très allongées chez *Mallotus apelta*, cellules renflées en ampoule au-dessus de l'épiderme chez *Croton mubango* (pl. II, d), poils glanduleux pluricellulaires stipités chez de nombreux genres, dents glanduleuses des feuilles analogues à l'épiderme des nectaires extra-floraux (Schnell, Cusset et Quenum, 1963 ; Bernhard, 1966).

III. — ORNEMENTATION ET CIRES EPICUTICULAIRES

La simple observation à l'œil nu des épidermes permet de remarquer la glaucescence de certains d'entre eux (*Cluytia pulchella, Euphorbia characias, E. nicaeensis, E. corsica...*), alors que d'autres ont un aspect vert sombre (*Glochidion Fortunei, Antidesma menasu, Dalechampia spathulata...*). L'étude de coupes ou de fragments épidermiques en microscopie optique révèle la cause de ce caractère : il s'agit de dépôts épicuticulaires de matière cireuse soluble dans les solvants organiques neutres. Ce dépôt est organisé sous forme d'éléments spécifiques qui apparaissent en vue tridimensionnelle grâce à la technique d'observation par microscopie électronique à balayage. Peu d'épidermes végétaux ont encore été étudiés par ce procédé. Citons les travaux de Amelunxen, Morgenroth et Picksak (1967), Heywood (1968 et 1969), Idle (1969).

Nous avons observé, chez les Euphorbiacées, les revêtements épicuticulaires suivants :

a) **Cuticule lisse.**

Parmi les espèces observées en microscopie électronique a balayage, peu se sont révélées dépourvues de cire. Cependant il est fréquent de constater son absence sur la plantule, particulièrement sur l'hypocotyle, alors que l'adulte en possède. La surface externe apparaît alors parfaitement lisse ; même à fort grossissement, on ne peut déceler de structure épicuticulaire organisée.

b) **Cuticule plissée.**

Nous distinguons d'une part les rides, peu profondes et non décelables en microscopie optique, qui sont parfois limitées aux cellules annexes des stomates, l'intervalle entre deux crêtes successives étant de l'ordre de 1 à 2 μ (pl. III, b) ; d'autre part les plis proprement dits qui peuvent être parallèles entre eux ou au contraire entrecroisés et anastomosés, correspondant alors aux aspects réticulés décrits en microscopie optique.

c) **Cuticule portant des granulations de cire.**

Des amas de granulations, constitués de nombreuses sphérules de diamètre inférieur à 0,5 μ sont répartis de façon très irrégulière sur la surface épidermique. Ils sont fréquemment associés à des plissements cuticulaires (pl. III, a et pl. V, d) ou à des paillettes cireuses. Chez certaines espèces, ces granulations observées à fort grossissement (G x 6 000 à 12 000) apparaissent sous forme d'agrégats à surface verruqueuse, de diamètre 1 à 8 μ environ (pl. III, b).

d) **Cuticule recouverte de paillettes de cire semi-cristallines.**

Nous avons défini ce type de revêtement cireux chez *Euphorbia corsica* et *E. characias* (VERDUS, 1969 a et b). Cette structure paraît assez répandue, particulièrement dans le genre *Euphorbia*, mais les paillettes peuvent prendre des dispositions très variées. Le revêtement qu'elles forment est soit discontinu, les groupes de paillettes laissant entre eux de grandes plages lisses, soit continu (pl. III, c, d). Les paillettes sont fréquemment groupées par 3 à 10 en rayons autour d'un point central commun, formant ainsi des figures en étoiles. La forme même des paillettes est extrêmement variable, présentant tantôt l'aspect de petits disques enchevêtrés (*Dalechampia scandens*), tantôt à contour très déchiqueté (*Euphorbia lathyris*, pl. III, e).

e) **Cuticule recouverte d'une croûte de cire amorphe.**

Cette morphologie correspond à l'enduit cireux signalé par DE BARY (1871) sur les tiges des Euphorbes succulentes et dont

GAUCHER (1898) dit qu'il « se dépose sous la forme d'un vernis cassant ». C'est bien l'impression que donne l'hypocotyle d'*Euphorbia ingens* par exemple (pl. IV, a). L'épiderme y apparaît recouvert d'une couche de cire assez homogène, amorphe, épaisse et rigide. Chez d'autres espèces, la couche cireuse mince est épaissie de place en place par des plaques irrégulières fréquemment craquelées ou perforées de petits cratères plus ou moins circulaires (*Mercurialis perennis*).

Il est rare que le type de cire de la plante adulte apparaisse d'emblée sur la plantule. La quantité de cire va en croissant de la plantule à l'adulte et le type morphologique de la cire va en se compliquant. L'épiderme inférieur et l'épiderme supérieur des cotylédons et des feuilles ne présentent pas forcément le même type de cire. Sur la plante adulte, il est fréquent de trouver plusieurs types associés (paillettes et plaquettes, paillettes semi-cristallines et granules sphériques, plis et granulations, croûtes et granulations...).

Il ne paraît pas y avoir de relation entre le type de revêtement cireux et la position systématique de l'espèce ou du genre. Au contraire, des espèces voisines peuvent présenter des types de cire très différents, de sorte que ce caractère pourrait être utilisé comme critère de détermination si son observation était plus facilement accessible.

L'existence de « carapaces cireuses » recouvrant les cellules épidermiques pose le problème de la croissance en surface de ces couches relativement rigides, corrélativement à la croissance des organes qui les portent. Nous avons observé, sur l'épiderme de *Dalechampia spathulata, Sebastiana klotzschiana, Euphorbia nicaeensis,* la présence de grandes écailles de cire soulevées au-dessus de la surface cuticulaire et paraissant s'exfolier (pl. IV, b). De nouvelles paillettes de cire se développent alors en dessous. Leur formation semble débuter au niveau des parois anticlines. Cette sorte d'aspect « en rhytidome » que la microscopie électronique révèle au niveau des cires épicuticulaires pourraît donc être en relation avec la croissance de la surface épidermique.

IV. — LES STOMATES.

Les épidermes des plantules sont pourvus de stomates, aussi bien sur l'axe (hypocotyle-épicotyle) que sur les organes foliaires (cotylédons, feuilles primordiales). Ces stomates sont de trois types : anomocytique, paracytique et anisocytique. Cependant le type général de la famille des Euphorbiacées est représenté par la disposition anomocytique. Les stomates paracytiques s'observent essentiellement chez les *Chrozophoreae, Acalypheae* et *Hippomaneae* ; ils

sont généralement mêlés à des stomates anomocytiques, particulièrement au niveau de la plantule. Les stomates anisocytiques sont très rares et limités aux espèces suivantes : *Andrachne telephioides, Phyllanthus nummulariaefolius, Euphorbia chamaesyce, E. humifusa, E. maculata.*

La forme des cellules stomatiques est variée. L'analyse tridimensionnelle a permis d'apporter des précisions sur la morphologie de l'appareil stomatique. La position des cellules stomatiques par rapport aux cellules épidermiques banales (stomates superficiels, stomates proéminents, stomates enfoncés) paraît conditionner leur structure et particulièrement les dispositifs tels que les plis cuticulaires (pl. IV, c) assurant la fermeture de l'ostiole.

Ainsi les stomates superficiels se montrent bordés d'une fine bande de cuticule plus ou moins annulaire qui, chez certaines espèces *(Jatropha podagrica)*, ferme presque entièrement le vestibule stomatique. La marge libre des plis cuticulaires peut être différenciée en un rebord assurant la fermeture du stomate (*Euphorbia serrata*, pl. V, a). Chez *Andrachne colchica, Dalechampia spathulata, Glochidion Fortunei* (pl. V, c), les marges des plis cuticulaires s'accolent comme deux lèvres.

Les stomates proéminents ont souvent des plis cuticulaires étroits qui ne recouvrent jamais entièrement le vestibule stomatique (*Acalypha virginica, Croton mubango*, pl. V, d) ; la fermeture du stomate est alors assurée par le rapprochement des cellules de garde. Chez *Cluytia pulchella*, au contraire, les plis cuticulaires très développés, d'une grande surface, laissent entre eux une fente étroite et longue (pl. V, b). Chez les Euphorbes succulentes à revêtement cireux épais et rigide, les plis cuticulaires, légèrement proéminents, sont abondamment recouverts de cire (pl. IV, a).

Les stomates enfoncés, très fréquents, notamment dans le genre *Euphorbia*, sont caractérisés par l'existence d'un « puits » stomatique bordé par un pli cuticulaire dépourvu de cire. La fermeture de ces stomates est assurée par le chevauchement (*Euphorbia corsica*, VERDUS, 1969 a) ou l'accolement (*Euphorbia characias*, VERDUS, 1969 b) des lamelles cuticulaires internes.

Les dispositifs de fermeture des stomates sont donc variés, mais paraissent liés, au moins en partie, à l'emplacement en hauteur des cellules de garde par rapport aux autres cellules épidermiques. Nous insisterons tout spécialement sur la mise en évidence de dispositifs méconnus correspondant soit à une asymétrie bilatérale du stomate (*Euphorbia corsica, E. biglandulosa*), soit à une différenciation du bord libre des plis cuticulaires bordant l'ostiole (*Euphor-*

bia serrata, Glochidion Fortunei). Ces faits posent en termes nouveaux le problème du mécanisme de fermeture de l'ostiole.

Les caractères de l'appareil stomatique (cellules annexes, mode de fermeture) ne sont pas constants à l'intérieur de chaque genre, mais possèdent seulement une valeur spécifique.

CORRELATIONS STRUCTURALES, INTERPRETATIONS ONTOGENIQUES ET PHYLOGENIQUES

I. — VALEUR EVOLUTIVE ET CORRELATIONS DES CARACTERES.

Après la phase d'analyse précédente, nous envisagerons les corrélations qui existent entre caractères plantulaires d'une part, plantulaires et adultes d'autre part. Le sens d'évolution de certains caractères des adultes étant connu, cela permet de déterminer le sens d'évolution des caractères plantulaires. Ces corrélations sont dégagées et visualisées au moyen de diagrammes de dispersion des caractères. La longueur et la largeur des cotylédons, valeurs chiffrées traduisant à la fois taille et forme cotylédonaires, sont remarquablement stables vis-à-vis des conditions de l'environnement et fournissent une bonne base de dispersion des points représentant les différentes espèces par rapport à des axes de coordonnées (1).

1 — *CORRELATIONS ENTRE LES DIMENSIONS COTYLEDONAIRES ET L'EVOLUTION DE L'APPAREIL FLORAL MALE.*

Le diagramme de dispersion (fig. 5) ainsi défini montre que les points représentant les dimensions cotylédonaires sont localisés dans la moitié de l'espace situé entre l'axe des ordonnées et une droite inclinée à 45° passant par l'origine des axes (correspondant au rapport largeur/longueur égal à 1). La densité des points est importante au long de la droite de pente 45° (cotylédons équidimensionnels) et plus faible près de l'axe des ordonnées (cotylédons plus ou moins rétrécis).

Plusieurs tribus présentent, du point de vue de la taille et de la forme des cotylédons, une orthogénèse dont l'image est située au long de la droite à 45°. Ce sont les *Chrozophoreae* (n° 24-27), *Acalypheae* (n° 28-38), *Dalechampieae* (n° 53-54), *Cluytieae* (n° 39-43) à l'exception du genre *Beyeria*, *Hippomaneae* (n° 47-52) sauf le genre *Homalanthus*, et *Manihoteae* (n° 44-46).

---

(1) En raison du grand nombre d'espèces à petits cotylédons, pour obtenir une bonne dispersion des points correspondant à chaque espèce, nous avons agrandi l'échelle pour les dimensions se trouvant près de l'origine des axes. Chaque espèce est désignée par son numéro indiqué dans le tableau I.

Dans la tribu des *Chrozophoreae*, les genres *Caperonia* (n° 26), *Chrozophora* (n° 27), *Aleurites* (n° 24-25), se placent dans cet ordre en partant de l'origine des axes. Leur appareil floral mâle est constitué de dix étamines libres chez *Caperonia*, 5-15 étamines avec un début de soudure des filets chez *Chrozophora* et 8-20 étamines dont au moins les centrales sont soudées en colonne chez *Aleurites*.

Le sens d'évolution de la fleur des Euphorbiacées se fait vers la soudure des pièces ; les fleurs à filets staminaux soudés sont plus évoluées que celles à étamines libres (GAUSSEN, 1963). Corrélativement à l'évolution des fleurs mâles, dans la tribu des *Chrozophoreae*, les cotylédons les plus petits coïncident avec les genres les plus primitifs alors que les plus grands cotylédons correspondent aux genres les plus évolués.

Les points représentatifs des deux *Aleurites* étudiés (*A. Fordii* et *A. trisperma*) sont très éloignés l'un de l'autre. Cela traduit le fait qu'*A. Fordii* a une germination cryptocotylaire, par conséquent des cotylédons non accrescents plus petits que ceux d'*A. trisperma*. Les cas de germination cryptocotylaire sont exceptionnels chez les Euphorbiacées et il n'est pas possible de leur attribuer une valeur évolutive.

Les *Acalypheae* fournissent un exemple analogue. Le genre *Acalypha* (n° 28-30) possède 8 étamines libres, *Mercurialis* (n° 35-37) 8-20 étamines libres, *Mallotus* (n° 31-34) 16-250 étamines libres, *Ricinus* (n° 38), enfin, montre des étamines extrêmement nombreuses (jusqu'à 1000) groupées en arbuscules. L'évolution de la fleur mâle s'effectue par la multiplication du nombre de pièces aboutissant à la soudure partielle de celles-ci (arbuscules staminaux du Ricin) ; corrélativement, on observe l'augmentation de taille des cotylédons.

Les *Cluytieae* sont affectées par la même orthogénèse de la fleur mâle que les *Chrozophoreae* : 5 étamines libres insérées sur un androphore chez *Cluytia* (n° 40), 10 étamines soudées en colonne chez *Jatropha* (n° 41-43). Corrélativement à la soudure des étamines, on observe aussi l'augmentation de la taille des cotylédons. Le genre *Beyeria* (n° 39), que nous considérons comme distinct des *Cluytieae*, bien isolé du restant de la tribu par ses cotylédons linéaires, a également des fleurs mâles différentes (une quarantaine d'étamines libres).

Chez les *Hippomaneae* (*Sapium* n° 51, *Sebastiana* n° 52, *Colliguaya* n° 47), l'évolution de la fleur mâle se produit dans le sens de la réduction du nombre d'étamines sauf pour le genre *Homalanthus* (n° 48-49) qui se distingue aussi par des cotylédons plus étroits. Le genre *Hura* (n° 50), qui se place sur le graphique entre les *Jatro-*

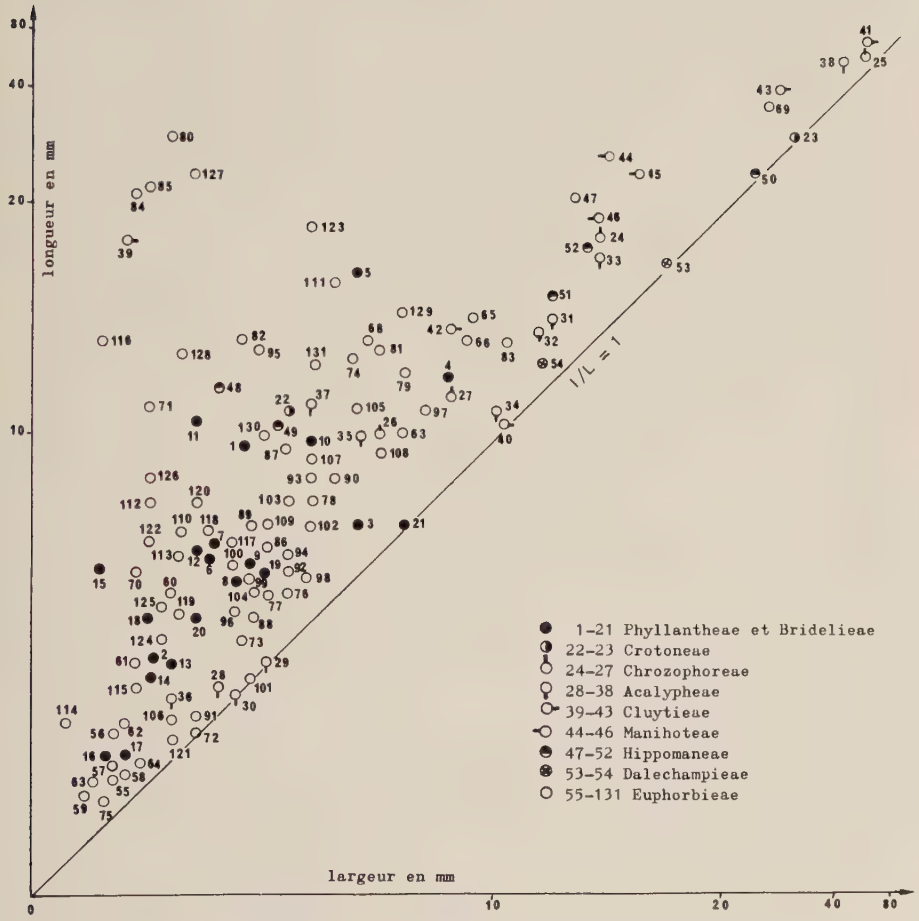


Fig. 5. — Diagramme des dimensions cotylédonaires réparties par tribus.

pha et *Aleurites*, possède comme eux des étamines soudées en colonne, mais plus nombreuses (10 à 50). *Hura* se sépare des autres *Hippomaneae* aussi bien par les caractères des fleurs mâles que par la structure particulière de ses plantules à convergents latéraux cotylédonaires.

L'étude d'orthogénèses à l'intérieur de microphylums (*Chrozophoreae, Acalypheae, Cluytieae, Hippomaneae*) et le parallélisme existant entre ces différents cas permettent d'affirmer que l'évolution des dimensions cotylédonaires s'est faite en corrélation avec celle des caractères floraux. Si l'on admet les sens d'évolution définis par Hutchinson (1959) (les fleurs à étamines libres sont primitives alors que celles à filets staminaux soudés sont évoluées), on en déduit que l'orthogénèse des cotylédons s'effectue dans le sens de l'augmentation de la taille, c'est-à-dire que les espèces primitives possèdent des cotylédons petits et les espèces évoluées des cotylédons grands. Les genres *Beyeria* et *Homalanthus* dénotent un autre sens d'évolution vers un rétrécissement relatif des cotylédons.

Les points représentatifs des dimensions cotylédonaires des *Phyllantheae* et *Bridelieae* se répartissent en éventail, de la droite à 45° à l'axe des ordonnées. Du point de vue floral, ce groupe est homogène, les fleurs mâles de presque tous les genres ayant 3 à 5 étamines libres. Seul le genre *Drypetes* (n° 5) se distingue par les grandes dimensions de ses cotylédons et par des fleurs à étamines libres nombreuses (5-50). Le genre *Bridelia* (n° 21) manifeste une tendance à l'élargissement des cotylédons (La Mensbruge, 1966).

Si l'on reporte sur le même graphique (fig. 6) les genres à étamines soudées, on constate qu'ils sont groupés dans une portion étroite correspondant à des cotylédons équidimensionnels ($0,75 <$ largeur/longueur < 1) dont la longueur excède 10 mm. La soudure des étamines apparaît donc chez des plantes dont les cotylédons sont semblables. Parmi les genres dont le nombre d'étamines dépasse 20, certaines les ont libres (*Drypetes, Homalanthus, Croton, Mallotus, Beyeria*), les autres soudées (*Hura, Dalechampia, Ricinus*). Ces derniers sont localisés dans la surface définie pour les étamines soudées. Les étamines nombreuses et libres existent chez des genres dont les cotylédons ont une longueur dépassant 10 mm et dont le rapport largeur/longueur varie de 1 à 0,1, c'est-à-dire comprenant toutes les formes de cotylédons. Les étamines les plus nombreuses (*Dalechampia, Mallotus, Ricinus*) se trouvent chez les genres à cotylédons équidimensionnels et grands.

Les *Euphorbieae* sont représentées par un ensemble de points répartis sur toute la largeur du diagramme et comprenant en particulier les points les plus proches de l'origine des axes, c'est-à-dire

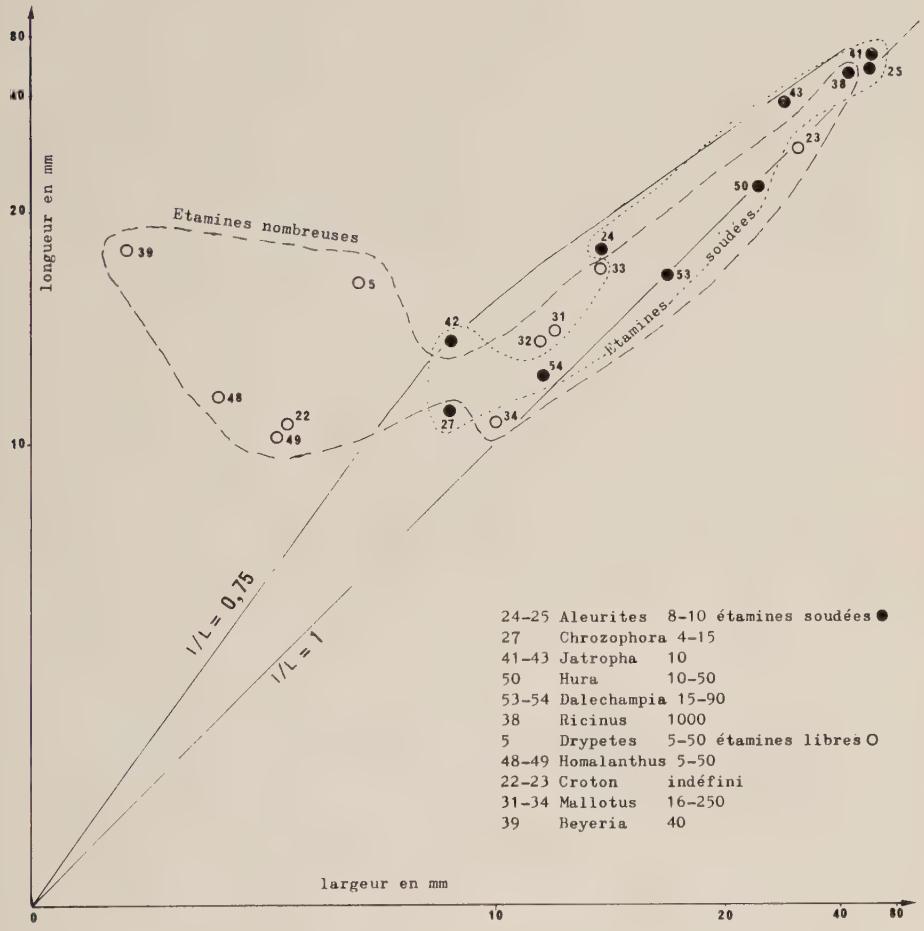


Fig. 6 — Corrélations entre les dimensions cotylédonaires, le nombre et la soudure des étamines.

correspondant aux plus petits cotylédons. Or le genre *Euphorbia* est unanimement considéré comme étant le plus évolué de la famille des Euphorbiacées. Ce fait paraît contredire les sens d'évolution acceptés pour les autres tribus. Mais nous devons tenir compte du phénomène d'évolution pseudocyclique défini par GAUSSEN (1952), à partir justement de l'exemple des Euphorbiacées. Les fleurs subissent une réduction extrême, jusqu'à n'être plus formées que par une seule étamine ou par l'ovaire. Puis ces fleurs réduites regroupées constituent une cyathe. Les cyathes, inflorescences ressemblant à des fleurs, évoluent à leur tour dans plusieurs directions. Corrélativement, la taille des cotylédons diminue, notamment en longueur. Il faut donc admettre que les cotylédons des *Euphorbieae* présentent une tendance évolutive vers les dimensions cotylédonaires réduites des Euphorbiacées primitives. Ils offrent ainsi un exemple d'*évolution pseudocyclique au niveau cotylédonaire.*

L'examen des diagrammes pour l'ensemble des espèces montre donc plusieurs directions évolutives :

— d'une part, l'augmentation de la surface cotylédonaire, sans qu'il y ait de modification de la valeur relative des dimensions linéaires ;

— d'autre part, l'augmentation relative de la longueur par rapport à la largeur, c'est-à-dire une tendance vers la forme linéaire des cotylédons ;

— enfin un retour aux dimensions cotylédonaires réduites par évolution pseudocyclique.

2 — *CORRELATIONS ENTRE LES DIMENSIONS COTYLEDONAIRES, LE NOMBRE DES CONVERGENTS, LES NIVEAUX DES SOUDURES FASCICULAIRES ET LES TYPES DE NERVATION COTYLEDONAIRE.*

La combinaison du nombre des convergents et du niveau des soudures fasciculaires permet de définir les différents types de nervation cotylédonaire :

— Deux convergents.
  + Pas de soudure ou soudure partielle dans le limbe cotylédonaire : Type *Mercurialis.*
  + Soudure sur toute la longueur du limbe cotylédonaire : Type *Phyllanthus.*

— Quatre convergents.
  + Soudure des deux moitiés des convergents médians sur toute la longueur du limbe ou dans le limbe et le pétiole cotylédonaire : Type *Bischoffia.*
  + Soudure des deux moitiés des convergents médians dans les cotylédons et l'hypocotyle (hypocotyle à six faisceaux) ou soudure des

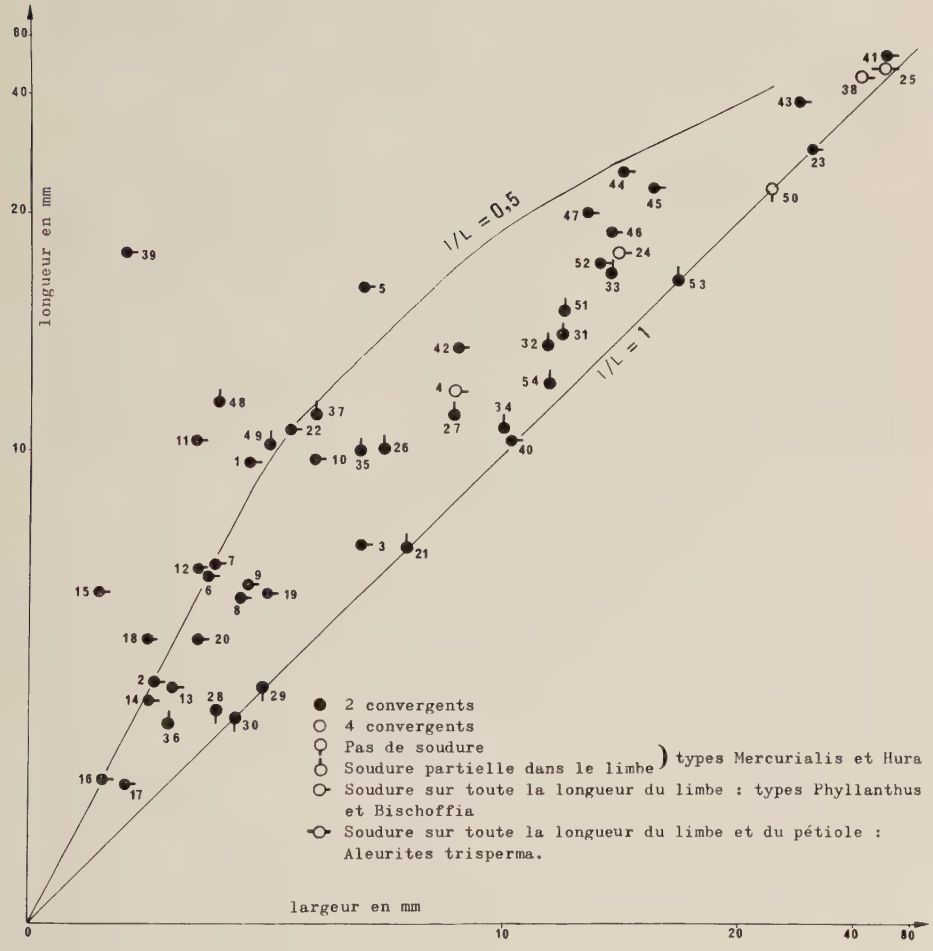


Fig. 7. — Corrélations entre les dimensions cotylédonaires, le nombre des convergents, le niveau des soudures fasciculaires et les types de nervation cotylédonaire.

deux moitiés des convergents médians et des convergents intercotylédonaires sur toute la hauteur de l'hypocotyle (hypocotyle à quatre faisceaux) : Types *Anisophyllum* et *Diacanthium*.

\+ Pas de soudure (convergents latéraux cotylédonaires) : Type *Hura*.

Nous devons d'emblée mettre à part le genre *Hura* en raison de la disposition particulière de ses convergents. Aucun cas intermédiaire quant aux caractères des plantules ne permet de le rapprocher des autres genres d'Euphorbiacées.

a) **Type** Mercurialis.

Les cotylédons de ce type s'échelonnent entre la droite inclinée à 45° et la ligne représentant l/L = 0,5, sauf ceux du genre *Homalanthus* (fig. 7, n° 48-49). Ce sont des cotylédons équidimensionnels ou presque et qui peuvent donc appartenir au même rameau évolutif.

Le genre *Acalypha* (n° 28-30), chez lequel les demi-convergents restent séparés, se situe près de l'origine des axes. L'orthogénèse des cotylédons s'effectuant dans le sens de l'accroissement de la surface cotylédonaire, le genre *Acalypha* est le plus primitif à l'intérieur du microphylum constitué par les genres à nervation cotylédonaire de type *Mercurialis*. Les points situés dans la partie supérieure du diagramme représentent des genres (*Mallotus, Sapium, Dalechampia*) qui réalisent une dichotomie très courte de la nervure médiane. Leurs dimensions cotylédonaires et leur structure florale les placent à un niveau plus évolué que les genres *Mercurialis, Caperonia, Chrozophora* localisés au centre du diagramme. L'évolution de la nervation cotylédonaire de type *Mercurialis* s'effectue donc dans le sens d'une soudure de plus en plus étendue des deux moitiés des convergents médians cotylédonaires.

b) **Type** Phyllanthus.

Certains genres de type *Phyllanthus* se disposent de la droite à 45° à la ligne représentant l/L = 0,5 et appartiennent donc vraisemblablement à une orthogénèse parallèle à celle du type *Mercurialis*. Ce sont, dans le sens de l'augmentation de surface des cotylédons : *Securinega, Fluggea, Glochidion, Antidesma, Cluytia, Croton, Jatropha, Sebastiana, Colliguaya, Manihot*. Les autres genres se placent plus près de l'axe des ordonnées et groupent donc des espèces à cotylédons étroits. Ce sont d'une part *Beyeria et Drypetes*, d'autre part *Andrachne* et la plupart des *Phyllanthus*. Si on ajoute à ces deux derniers les *Securinega, Fluggea, Glochidion* et *Antidesma*, on a un ensemble de genres ayant tous retenu des caractères peu évolués ; leur dispersion « en éventail » près de l'origine des axes suggère qu'ils correspondent à une phase d'évolution diversifiante de la famille.

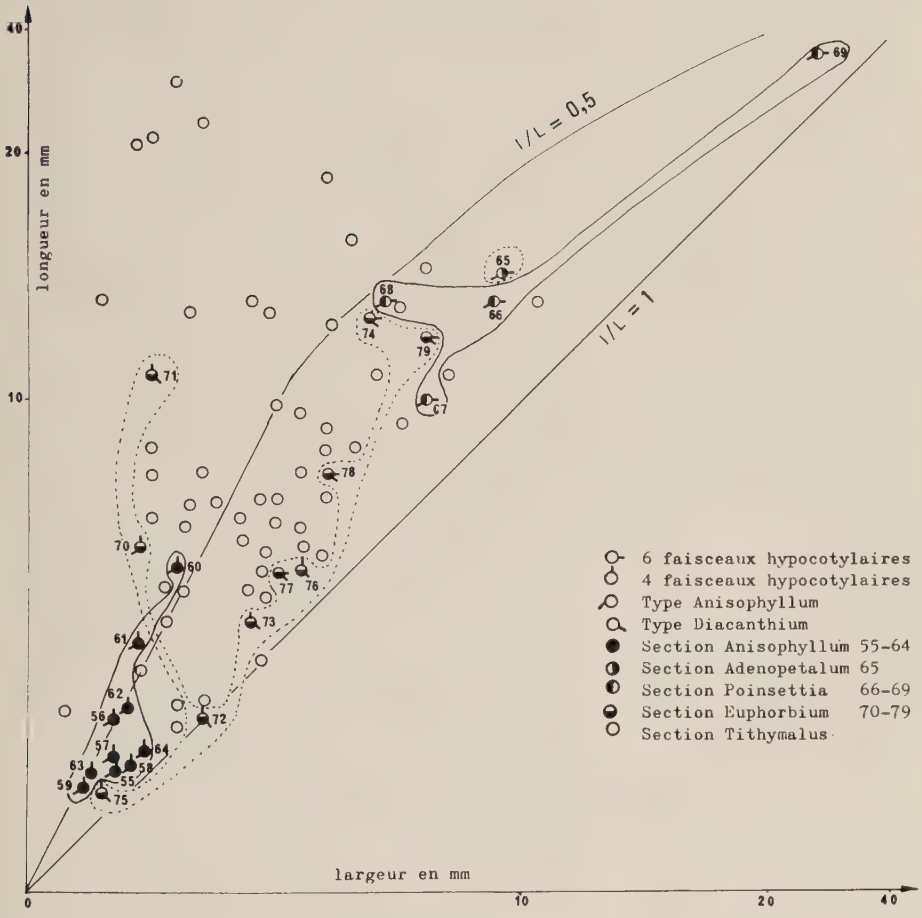


Fig. 8. — Corrélations entre les dimensions cotylédonaires, les soudures fasciculaires et le type de nervation cotylédonaire (genre **Euphorbia**).

c) **Type** Bischoffia.

Les cotylédons à nervation de type *Bischoffia* sont étagés près de la droite inclinée à 45°. Le genre *Bischoffia* (n° 4) situé le plus bas est le plus primitif ; *Aleurites trisperma* (n° 25), le plus haut, possède les plus longues soudures fasciculaires et est le plus évolué. Comme pour les cotylédons de type *Mercurialis*, l'évolution se produit dans le sens d'une plus longue soudure des deux moitiés des convergents médians cotylédonaires.

d) **Type** Anisophyllum et Diacanthium.

Dans le genre *Euphorbia*, la section Anisophyllum renferme des espèces dont les cotylédons se situent près de l'origine des axes, c'est-à-dire dans la région des plus petits cotylédons (fig. 8). Ceux des sections *Adenopetalum* et *Poinsettia* sont presque équidimensionnels et grands. Les points correspondant à la section *Euphorbium* se répartissent en deux groupes : d'une part de la droite à 45° à la ligne l/L = 0,5 et d'autre part parallèlement à l'axe des ordonnées (*E. aphylla* et *E. mauritanica*). Ce dernier groupe d'espèces à cotylédons étroits se distingue des autres succulentes par l'absence du port cactiforme. Les points restants appartiennent à la section *Tithymalus*. Ils sont très étalés, ce phénomène étant certainement la conséquence de l'hétérogénéité de cette section. Il faut descendre au niveau de la sous-section pour y trouver un certain ordre (fig. 9).

Du point de vue de la morphologie florale, deux lignes évolutives ont été définies par Gaussen (1952), l'une par diminution du nombre de fleurs mâles de chaque cyathe, l'autre par la réunion de plusieurs cyathes en incyathescence. Une incyathescence lâche est réalisée dans la section *Poinsettia* et en particulier chez *E. pulcherrima*. On constate en outre, dans cette section, la réduction du nombre des glandes de la cyathe (de 5 à 1) et les plantules possèdent les plus grands cotylédons. Les *Poinsettia* apparaissent ainsi comme les plus évoluées des *Euphorbieae*.

Au contraire, les espèces de la section *Anisophyllum* ont des cotylédons remarquablement petits et devraient donc être interprétées comme primitives. Or, l'évolution par réduction du nombre de fleurs mâles de chaque cyathe est particulièrement bien réalisée dans cette section où le cas de l'*E. hirta*, qui n'a plus que cinq étamines, est bien connu. D'autres caractères, considérés comme très évolués, existent aussi chez les Anisophyllées : développement d'appendices pétaloïdes sur les cyathes, port herbacé, anisophyllie. Au niveau des plantules, c'est justement dans cette section que le maximum des soudures fasciculaires est atteint et avec la plus grande constance (racine toujours triarche, hypocotyle toujours à

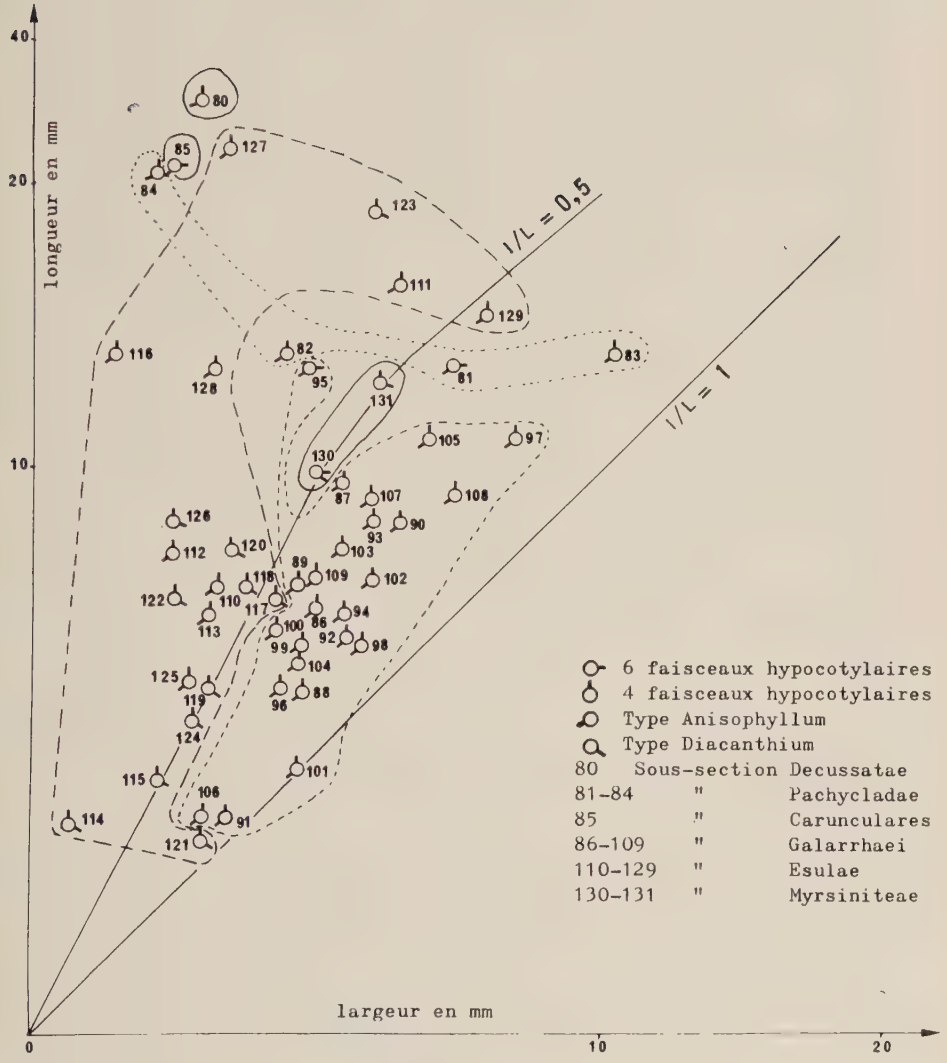


Fig. 9. — Corrélations entre les dimensions cotylédonaires, les soudures fasciculaires et les types de nervation cotylédonaire (section **Tithymalus** du genre **Euphorbia**).

quatre faisceaux et nervation cotylédonaire toujours de type *Anisophyllum*). Il y a donc, chez ces plantes, corrélation entre la diminution de la taille des cotylédons, l'augmentation des soudures fasciculaires et les caractères évolués de l'adulte. La petite taille des cotylédons apparaît comme un caractère surévolué et constitue un exemple d'évolution pseudocyclique au niveau de la plantule. Remarquons enfin que, dans la section *Anisophyllum*, l'hypocotyle a quatre faisceaux comme chez les plantules de petite taille dont les cotylédons sont de type *Phyllanthus* ou *Mercurialis*. Mais leur disposition et leur origine sont différentes : deux convergents médians cotylédonaires pour les types *Phyllanthus* et *Mercurialis* et quatre convergents chez les Euphorbes. Les *Poinsettia*, qui ont les plus grands cotylédons, ont tous des hypocotyles à six faisceaux.

La nervation cotylédonaire la plus fréquente dans le genre *Euphorbia* est constituée par le type *Anisophyllum* réalisé par anastomose des faisceaux latéraux avec la nervure médiane. La nervation de type *Diacanthium* (sans anastomose) s'observe chez les Euphorbes succulentes, la sous-section *Myrsiniteae* et quelques espèces à cotylédons étroits de la sous-section *Esulae*, donc chez des espèces à cyathes ni réduites, ni groupées en incyathescences. Ainsi, la nervation cotylédonaire *Diacanthium* est moins évoluée que la nervation *Anisophyllum*. Ce fait est en accord avec l'évolution d'ensemble des plantules qui manifeste une nette tendance à l'accroissement des soudures fasciculaires, ainsi qu'avec la loi « d'irréversibilité de l'évolution » (Gaussen, 1944).

3 — *CORRELATIONS ENTRE LES DIMENSIONS COTYLEDONAIRES, L'ACCELERATION BASIFUGE, LES STRUCTURES NODALES COTYLEDONAIRES ET LES TYPES DE NERVATION COTYLEDONAIRE.*

Les plantules à faible accélération basifuge possèdent des cotylédons de type *Mercurialis* ou *Phyllanthus*, une structure nodale unilacunaire et des cotylédons de taille petite ou moyenne (longueur inférieure à 12 mm, sauf *Drypetes*). Les plantules à accélération basifuge différentielle ou moyenne, peu nombreuses, ont des cotylédons à nervation de types *Bischoffia*, *Mercurialis*, ou, pour la plupart, *Phyllanthus*. Ces cotylédons sont de taille moyenne (longueur comprise entre 8 et 30 mm) et situés entre la droite $l/L = 1$ et la ligne $l/L = 0{,}5$ (fig. 7). La structure nodale y est unilacunaire, bilacunaire ou trilacunaire.

Les plantules à forte accélération basifuge peuvent avoir tous les types de nervation. Mais elles correspondent aux espèces les plus évoluées du type *Mercurialis*, du type *Phyllanthus*, du type *Bischoffia*, ainsi qu'au type *Hura*. Leur structure nodale cotylédonaire

est bilacunaire, trilacunaire ou quadrilacunaire. Les plantules à nervation cotylédonaire de types *Diacanthium* et *Anisophyllum* ont toutes une accélération basifuge intense et une structure nodale trilacunaire. Cette accélération basifuge est la plus intense qui puisse s'observer chez les Euphorbiacées puisqu'elle s'accompagne des phénomènes de soudures fasciculaires les plus poussés, aboutissant à la diminution corrélative de la taille des plantules.

Les structures nodales trilacunaire à double trace médiane et quadrilacunaire sont réalisées chez les plantules à quatre convergents dont les cotylédons sont équidimensionnels et de plus de 12 mm de longueur. Un tel phénomène suggère que chez les Euphorbiacées l'évolution de la structure nodale se fait dans le sens de l'augmentation du nombre de lacunes et que les plantules à quatre convergents sont toutes plus évoluées que celles à deux convergents. Cette hypothèse est renforcée par le fait que les espèces à structure nodale unilacunaire et faible accélération basifuge ont les fleurs les plus primitives, alors que celles à structure nodale trilacunaire correspondent aux appareils floraux les plus évolués (par exemple : soudure des filets staminaux et groupement des fleurs mâles en strobile chez *Hura*, condensation en cyathes chez *Euphorbia*).

Le sens d'évolution de la structure nodale cotylédonaire peut également être déterminé grâce aux observations anatomiques. Corrélativement à l'intensification de l'accélération basifuge, le développement des tissus secondaires est de plus en plus précoce et provoque la fragmentation de la brèche unique (ou de la brèche médiane chez les plantules à quatre convergents) entraînant l'augmentation du nombre des lacunes nodales. Cette dernière traduit donc le sens de l'évolution, comme l'intensification de l'accélération basifuge. Chez les plantules qui présentent des fusions fasciculaires au niveau de l'hypocotyle (*Euphorbia*) les formations secondaires, si elles se développent, sont intrafasciculaires et ne créent pas de brèche supplémentaire. Nous pouvons donc envisager les filiations suivantes pour les structures nodales cotylédonaires :

— Plantules à deux convergents :
nœud unilacunaire à double trace —» nœud bilacunaire —» nœud trilacunaire.
— Plantules à quatre convergents :

nœud trilacunaire à double trace médiane { nœud quadrilacunaire ; nœud trilacunaire à trace médiane simple }

4 — *CORRELATIONS ENTRE LES DIMENSIONS COTYLEDONAIRES, LA PUBESCENCE ET LES TYPES DE NERVATION COTYLEDONAIRE.*

Il existe une étroite corrélation entre la pubescence, le type de nervation *Mercurialis* et les cotylédons à peu près équidimensionnels. Toutes les plantules à cotylédons de type *Mercurialis* sont pubescentes, sauf celles des genres *Homalanthus* et *Sapium.*

On observe quelques plantules pubescentes dans les types de nervation autres que *Mercurialis.* Ce sont : *Aleurites* (pour le type *Bischoffia*), *Glochidion, Croton* et *Beyeria* (pour le type *Phyllanthus*) et cinq Euphorbes (*E. nutans, E. maculata, E. marginata, E. dentata* et *E. heterophylla*) pour le type *Anisophyllum.* Il n'y a pas de plantules pubescentes pour les types *Hura* et *Diacanthium.*

Les différents types de pubescence (poils simples ou poils étoilés) ne présentent pas d'intérêt phylogénique aux niveaux supérieurs au genre, excepté pour les *Dalechampieae* dont les poils oxalifères représentent certainement une forme évoluée du trichome.

5 — *CORRELATIONS ENTRE LES TYPES DE NERVATION COTYLEDONAIRE ET LA PREFLORAISON DES FLEURS MALES.*

La plupart des tribus présentent un type de préfloraison bien défini, imbriqué ou valvaire. La préfloraison imbriquée caractérise les *Phyllantheae, Cluytieae* et *Manihoteae.* Les plantules des genres de ces trois tribus possèdent le type de nervation *Phyllanthus,* sauf *Bischoffia.* La préfloraison valvaire s'observe chez les *Bridelieae, Acalypheae, Chrozophoreae et Dalechampieae.* Leurs plantules ont des cotylédons de type *Mercurialis,* sauf *Ricinus* et *Aleurites.* Les trois genres échappant à cette corrélation (préfloraison imbriquée et type *Phyllanthus,* préfloraison valvaire et type *Mercurialis*) sont ceux dont les plantules possèdent quatre convergents et donc une nervation de type *Bischoffia.* Les types *Phyllanthus* et *Mercurialis,* définis au niveau des plantules, correspondent aux deux lignées évolutives de Pax (1924) basées sur la préfloraison des fleurs mâles. Par contre le type *Bischoffia* a pu être réalisé dans les deux lignées et correspond plutôt à un niveau évolutif, les plantules et les adultes présentant des caractères plus évolués que ceux des types *Phyllanthus* et *Mercurialis.*

Trois tribus échappent aussi à cette corrélation. Ce sont d'abord les *Crotoneae* dont les fleurs ont un calice soit imbriqué, soit valvaire. Leur nervation cotylédonaire de type *Phyllanthus* permet de les rapprocher du groupe *Phyllantheae - Cluytieae - Manihoteae.* Le calice des *Hippomaneae* est ouvert ou légèrement imbriqué et le plus souvent très réduit. Du point de vue des plantules, cette tribu est

également hétérogène, puisque trois types de nervation y sont représentés : *Phyllanthus, Mercurialis* et *Hura*. Quant aux *Euphorbieae,* la réduction extrême des fleurs mâles et l'absence de calice ne permettent pas d'établir de corrélation de ce type. On peut néanmoins remarquer que l'absence de calice coïncide avec l'acquisition d'un type de nervation cotylédonaire différent basé sur la présence de trois cordons vasculaires pétiolaires.

6 — *CORRELATIONS ENTRE LES DIMENSIONS COTYLEDONAIRES ET LA FORME DES FEUILLES.*

a) Evolution phylogénique des feuilles.

D'après HUTCHINSON, le sens d'évolution va de la feuille simple à la feuille composée. Les genres dont les adultes ont des feuilles simples et entières (*Andrachne, Antidesma, Fluggea, Glochidion, Phyllanthus, Securinega, Homalanthus, Bridelia, Cluytia, Sapium* et *Euphorbia*) doivent donc être les plus primitifs.

Les *Phyllantheae* à feuilles entières (*Andrachne, Antidesma, Fluggea, Glochidion, Phyllanthus et Securinega*), qui ont des plantules à faible accélération basifuge et à structure nodale cotylédonaire unilacunaire à double trace, sont effectivement primitives. En faveur de cette manière de voir, on remarquera que les genres *Homalanthus, Bridelia* et *Cluytia* ont aussi des plantules à accélération basifuge faible ou moyenne et structure nodale cotylédonaire unilacunaire, donc primitives. Le genre *Sapium* se rapproche des précédents par une structure nodale cotylédonaire unilacunaire, mais ses plantules ont une accélération basifuge intense. Quant au genre *Euphorbia,* il ne peut en aucun cas être considéré comme primitif. Ses feuilles simples pourraient donner lieu à l'hypothèse d'un caractère surévolué, comme bien d'autres caractères chez ce genre, mais la rareté des feuilles profondément découpées ou composées chez les Euphorbiacées rend peu vraisemblable cette supposition. Nous devons donc admettre que tous les caractères n'ont pas évolué à la même vitesse.

Les genres à feuilles peltées, profondément découpées ou composées (*Bischoffia, Mallotus, Jatropha, Aleurites, Ricinus, Manihot* et *Dalechampia*) ont des cotylédons presque équidimensionnels et de longueur supérieure à 10 mm. Ce sont donc des genres évolués. Si l'on considère le groupe des *Phyllantheae,* le genre *Bischoffia* à feuilles trifoliolées est plus évolué que les autres genres à feuilles simples. *Bischoffia* a en outre des plantules à quatre convergents et à accélération basifuge plus intense.

b) Evolution phylogénique particulière au genre Euphorbia.

La dissymétrie des feuilles ne se produit que chez des espèces

à feuilles opposées, c'est-à-dire déjà évoluées si l'on admet le sens d'évolution indiqué par HUTCHINSON (disposition spiralée primitive, disposition opposée ou verticillée évoluée). Elles deviennent de ce fait énanthiomorphes et se disposent toutes dans le même plan. Ce phénomène s'accompagne d'autres modifications, par exemple l'acquisition par les tiges de la dorsiventralité par développement plus important de l'anneau libéro-ligneux du côté ventral. Les feuilles énanthiomorphes s'observent dans la section *Anisophyllum* du genre *Euphorbia*. Ce groupe de plantes présente donc réunis les caractères les plus évolués qui se trouvent chez les Euphorbiacées : accélération basifuge intense, maximum de soudures fasciculaires, feuilles énanthiomorphes, réduction du nombre de fleurs mâles de la cyathe et formation d'appendices pétaloïdes. Avec leurs cotylédons de petite taille acquis par évolution pseudocyclique, elles offrent un exemple excellent de surévolution.

7 — *LE PROBLEME DE LA SUCCULENCE.*

Les Euphorbes succulentes sont réunies dans la section *Euphorbium*. Mais des tiges succulentes s'observent également dans la sous-section *Pachycladae* de la section *Tithymalus*, chez *E. obtusifolia* par exemple. L'appareil végétatif, dans la section *Euphorbium*, est assez variable suivant les sous-sections considérées. Certaines ont simplement des tiges succulentes (*Tirucalli et Treisia*), d'autres un port cactiforme avec ou sans épines (*Diacanthium* et *Medusea*). Ces plantes présentent une adaptation à la vie en climat xérothermique, qui se traduit par une réduction de la surface foliaire, le rôle assimilateur étant alors dévolu aux tiges. Le parenchyme médullaire de ces dernières est de type aquifère, conservant une réserve d'eau. La surface externe de la plante est revêtue d'une couche cireuse, particulièrement épaisse au niveau des stomates qui sont ainsi protégés sans être très enfoncés.

Les deux types de nervation cotylédonaire *Anisophyllum* et *Diacanthium*, et les deux structures hypocotylaires à six et quatre faisceaux y sont représentés. Les Euphorbes succulentes ont donc selon toute vraisemblance une origine polyphylétique, plusieurs microphylums ayant pu s'adapter aux mêmes conditions. Du point de vue de l'inflorescence, on n'observe ni la réduction des éléments de la cyathe, ni le groupement des cyathes en incyathescences. Les fleurs mâles sont nombreuses et l'involucre possède normalement cinq glandes. L'appareil reproducteur ne les situe pas parmi les espèces d'*Euphorbia* les plus évoluées.

L'origine polyphylétique de ce caractère apparaît comme une conséquence de l'adaptation aux facteurs xérothermiques de l'envi-

ronnement ; on peut alors parler d'une véritable convergence intragénérique, notion méconnue comparativement à la classique convergence entre phylums plus éloignés (Euphorbiacées - Cactacées - Asclépiadacées - Composées).

II. — STRUCTURE DES PLANTULES ET SYSTEMATIQUE.

L'organisation des plantules peut être utilisée pour définir les divisions systématiques des Euphorbiacées, parallèlement aux structures majeures des stades adultes. Mais ils ne permettent pas à eux seuls de caractériser le genre ou l'espèce.

La division des Euphorbiacées en *Platylobeae* et *Stenolobeae* ne se trouve justifiée ni par l'étude des plantules, ni par les caractères anatomiques et morphologiques des adultes. Il est donc préférable de replacer les Sténolobées australiennes dans les sous-familles des *Phyllanthoideae* et *Euphorbioideae*. Les *Phyllanthoideae* groupent les tribus *Phyllantheae* et *Bridelieae* et les *Euphorbioideae* comprennent les *Crotoneae, Chrozophoreae, Joannesieae, Acalypheae, Cluytieae, Manihoteae, Gelonieae, Hippomaneae, Pereae, Dalechampieae* et *Euphorbieae* au sens de MELCHIOR (1964). Outre le caractère du nombre d'ovules par loge (deux chez les *Phyllanthoideae* et un chez les *Euphorbioideae*), certaines structures anatomiques permettent de les différencier (par exemple des cellules épidermiques mucigènes, des papilles hypocotylaires chez les *Phyllanthoideae ;* des laticifères, des papilles foliaires chez les *Euphorbioideae).*

Au stade plantule, il n'y a pas de traits d'organisation séparant nettement les deux sous-familles. Les plantules des *Phyllanthoideae* sont caractérisées par une accélération basifuge faible ou moyenne, la présence de deux convergents (sauf pour *Bischoffia*), des cotylédons de taille moyenne ou petite (longueur inférieure à 18 mm). Les plantules des *Euphorbioideae,* étant donnée l'étendue de cette sous-famille, montrent des caractères plus divers : accélération basifuge faible, moyenne ou forte, deux ou quatre convergents, cotylédons petits, moyens ou grands.

1 — *SOUS-FAMILLE DES PHYLLANTHOIDEAE.*

Les caractères majeurs des plantules (nombre de convergents et type de nervation cotylédonaire) permettent de définir trois tribus :

— Plantules à deux convergents.
  + Nervation cotylédonaire de type *Phyllanthus TRIBU DES PHYLLANTHEAE.*
    = Plantules pubescentes (hypocotyle et cotylédons) : *Glochidion.*
    = Plantules glabres.

: Cotylédons de taille moyenne (longueur 15 à 19 mm) : *Drypetes.*
: Cotylédons de petite taille (longueur inférieure à 12 mm).
x Cotylédons presque équidimensionnels (l/L=0,9) : *Antidesma.*
x Cotylédons plus ou moins rétrécis (0,2 < l/L < 0,7).
. Fleurs apétales.
* Rudiment d'ovaire dans les fleurs mâles.
Anthères introrses : *Securinega.*
Anthères extrorses : *Fluggea.*
* Pas de rudiment d'ovaire : *Phyllanthus.*
. Fleurs comportant des pétales : *Andrachne.*
+ Nervation cotylédonaire de type *Mercurialis TRIBU DES BRIDELIEAE*
Bridelia.

— Plantules à quatre convergents et nervation cotylédonaire de type *Bischoffia TRIBU DES BISCHOFFIEAE*
Bischoffia.

Il nous paraît nécessaire d'isoler le genre *Bischoffia* dans la tribu des *Bischoffieae*, comme le font Köhler (1965) et Hutchinson (1969). En effet ce genre, bien différent des autres *Phyllanthoideae* par ses plantules, l'est aussi par son type pollinique spécial et par ses feuilles trifoliolées. Par contre, il n'est pas souhaitable d'en faire une famille monotypique séparée comme l'a proposé Shaw (1965), car ses fleurs et ses fruits présentent tous les caractères habituels des Euphorbiacées.

2 — *SOUS-FAMILLE DES EUPHORBIOIDEAE.*

Les genres que nous avons étudiés peuvent être répartis en tribus d'après les caractères de leurs plantules, mais ceux-ci ne suffisent pas pour définir toutes les tribus et nous avons dû les compléter par des caractères des plantes adultes :

— Plantules à deux convergents.
+ Nervation cotylédonaire de type *Mercurialis.*
= Plantules pubescentes (hypocotyle, cotylédons et feuilles primordiales ou feuilles primordiales seules).
: Pas de poils oxalifères.
x Fleurs mâles apétales, *TRIBU DES ACALYPHEAE.*
. Faible accélération basifuge et nœud cotylédonaire unilacunaire.
* Pas de soudure des nervures limbaires cotylédonaires : *Acalypha.*
* Soudure partielle des nervures limbaires cotylédonaires : *Mercurialis.*
. Forte accélération basifuge et nœud cotylédonaire bilacunaire : *Mallotus.*
x Fleurs mâles avec pétales *TRIBU DES CHROZOPHOREAE.*
. Poils simples et androcée à étamines libres : *Caperonia.*
. Poils étoilés et androcée à filets soudés à la base : *Chrozophora.*

: Des poils oxalifères *TRIBU DES DALECHAMPIEAE* *Dalechampia.*

= Plantules glabres *TRIBU DES HIPPOMANEAE p.p.*
: Faible accélération basifuge et étamines nombreuses : *Homalanthus.*
: Forte accélération basifuge et deux étamines : *Sapium.*

+ Nervation cotylédonaire de type *Phyllanthus.*
= Plantules pubescentes.
: Cotylédons étroits (I/L = 0,1) *TRIBU DES RICINOCARPEAE* *Beyeria.*
: Cotylédons larges (0 5 < I/L < 1) *TRIBU DES CROTONEAE* *Croton.*

= Plantules glabres.
: Nœud cotylédonaire trilacunaire et tissu palissadique dans l'hypocotyle *TRIBU DES MANIHOTEAE* *Manihot.*
: Nœud cotylédonaire unilacunaire ou bilacunaire et pas de tissu palissadique dans l'hypocotyle.
x Chaîne pétiolaire des feuilles primordiales (et définitives) en arc ou en anneau *TRIBU DES CLUYTIEAE.*
. Accélération basifuge moyenne et nœud cotylédonaire unilacunaire : *Cluytia.*
. Accélération basifuge forte et nœud cotylédonaire bilacunaire : *Jatropha.*

x Chaîne pétiolaire des feuilles primordiales (et définitives) formée de trois faisceaux *TRIBU DES HIPPOMANEAE p.p.*
. Deux assises de parenchyme palissadique dans les cotylédons et les feuilles primordiales : *Colliguaya.*
. Une assise de parenchyme palissadique dans les cotylédons et les feuilles primordiales : *Sebastiana.*

— Plantules à quatre convergents.
+ Convergents médians et intercotylédonaires.
= Nervation cotylédonaire de type *Bischoffia* (quatre faisceaux pétiolaires).
: Plantules pubescentes *TRIBU DES ALEURITEAE* *Aleurites.*
: Plantules glabres *TRIBU DES RICINEAE* *Ricinus.*
= Nervation cotylédonaire de type *Anisophyllum* ou *Diacanthium* (trois faisceaux pétiolaires) *TRIBU DES EUPHORBIEAE* *Euphorbia.*
+ Convergents latéraux cotylédonaires et nervation de type *Hura,* *TRIBU DES HUREAE* *Hura.*

Les *Acalypheae* au sens de Pax et Hoffmann (1931) et Melchior (1964) comprennent également le genre *Ricinus.* Mais celui-ci se distingue au niveau des plantules par la présence de quatre convergents, la nervation cotylédonaire de type *Bischoffia,* la grande taille des cotylédons et la glabrescence. Il est donc préférable de l'isoler dans la tribu des *Ricineae,* comme le propose Hutchinson (1969).

La tribu des *Chrozophoreae* pose le même problème que les *Acalypheae*. Au sens de PAX et HOFFMANN, elle comprend les genres *Caperonia, Chrozophora* et *Aleurites*. Les plantules des *Aleurites*, comme celles de *Ricinus*, ont quatre convergents, une nervation de type *Bischoffia* et des cotylédons de grande taille. Il serait donc préférable de séparer le genre *Aleurites* des *Chrozophoreae sensu stricto*, comme il a été fait pour les *Ricineae* vis-à-vis des *Acalypheae*.

La tribu des *Hippomaneae* est hétérogène au niveau des plantules. Nous avons souligné les caractères particuliers du genres *Hura* (quatre convergents latéraux cotylédonaires et nervation de type *Hura)* qui forme la tribu des *Hureae* au sens de HUTCHINSON (1969). Les quatre autres genres étudiés dans le cadre de cette tribu présentent deux convergents et des cotylédons de taille moyenne, mais leur nervation cotylédonaire n'est pas uniforme : type *Mercurialis* pour *Homalanthus* et *Sapium*, type *Phyllanthus* pour *Colliguaya* et *Sebastiana*. Par contre, ils possèdent tous le même type pollinique (PUNT, 1962). Une étude approfondie de cette tribu serait nécessaire pour en préciser la systématique, car elle est également hétérogène au niveau des adultes.

La tribu des *Ricinocarpeae*, après avoir été placée dans les *Stenolobeae* par PAX et HOFFMANN, a été rapprochée des *Cluytieae* par MELCHIOR (1964). Elle groupe une partie des genres australiens à cotylédons étroits. Parmi ceux-ci le genre *Beyeria*, dont nous avons observé les plantules, possède comme les *Cluytieae* deux convergents et la nervation de type *Phyllanthus*. Il en diffère par la pubescence, l'étroitesse des cotylédons et le type pollinique (PUNT, 1962).

III. — PHYLOGENIE POSSIBLE DES EUPHORBIACEES.

Les grandes lignes évolutives de la plantule des Euphorbiacées que nous avons mises en évidence sont les suivantes :

— les cotylédons évoluent d'abord par augmentation isodimensionnelle, puis par rétrécissement relatif, enfin par retour pseudocyclique vers les dimensions initiales ;

— le nombre des convergents est deux (primitif) ou quatre (évolué) ;

— les niveaux des soudures fasciculaires sont de plus en plus proches du collet au cours de l'évolution : soudure nulle (primitif : *Acalypha)*, au niveau limbaire des cotylédons (types *Mercurialis, Phyllanthus, Bischoffia*), au niveau pétiolaire des cotylédons (*Aleurites trisperma*), au niveau hypocotylaire (évolué : *Euphorbia*) ;

— corrélativement aux deux caractères précédents, le nombre des faisceaux hypocotylaires évolue d'abord par augmentation (quatre faisceaux, primitif, par rapport à huit faisceaux, évolué), puis diminue secondairement par soudure, passant de huit à six, puis à quatre, d'où surévolution pseudocyclique ;

— corrélativement aux caractères précédents la nervation cotylédonaire évolue selon le sens : type *Mercurialis* ——» type *Phyllanthus* ——» type *Bischoffia* ——» type *Diacanthium* ——» type *Anisophyllum ;* la place du type *Hura,* très particulier, ne peut se déterminer avec précision en l'état actuel de nos connaissances ;

— la pubescence est fortement liée au type *Mercurialis,* mais ne semble pas avoir de valeur évolutive au-delà du genre ;

— l'accélération basifuge va dans le sens de l'intensification ;

— l'évolution de la structure nodale cotylédonaire comporte les paliers suivants :
+ deux convergents : structure nodale unilacunaire à double trace (primitif) ——» structure nodale bilacunaire ——» structure nodale trilacunaire (évolué) ;
+ quatre convergents : structure nodale trilacunaire à double trace médiane ——» structure nodale quadrilacunaire ou trilacunaire à trace médiane simple (ce dernier cas étant le plus évolué) ;

— la structure nodale foliaire évolue dans le sens de l'augmentation du nombre de brèches, par référence au nœud cotylédonaire.

Tenant compte des caractères de ces stades précoces du développement en corrélation avec les caractères évolutifs de l'adulte, on peut tenter de tracer les voies phylogéniques de la famille des Euphorbiacées (tableau II). Les types de nervation cotylédonaire *Phyllanthus* ou *Mercurialis* et les types de préfloraison imbriqué ou valvaire permettent de définir deux lignées phylétiques principales :

— d'une part une lignée basée sur la présence chez la plantule de la nervation cotylédonaire de type *Phyllanthus* et chez l'adulte de la préfloraison imbriquée, comprenant les tribus *Phyllantheae, Bischoffieae, Cluytieae, Manihoteae, Crotoneae, Ricinocarpeae ;*

— d'autre part, une lignée basée sur la présence de la nervation cotylédonaire de type *Mercurialis* chez la plantule et de la préfloraison valvaire chez l'adulte, formée des tribus *Bridelieae, Acalypheae, Ricineae, Chrozophoreae, Aleuriteae* et *Dalechampieae.*

Les *Hippomaneae, Hureae* et *Euphorbieae* ne peuvent être directement rattachées à ces deux lignées.

1 — *TRIBUS CARACTERISEES PAR LA NERVATION COTYLEDONAIRE DE TYPE PHYLLANTHUS ET LA PREFLORAISON IMBRIQUEE.*

Le groupe le plus primitif est constitué par les *Phyllantheae* dont les cotylédons sont petits et l'accélération basifuge faible. Les *Bischoffieae* s'en séparent essentiellement par la présence de quatre convergents et l'accélération basifuge différentielle, caractères plus évolués que ceux des *Phyllantheae.* Les *Bischoffieae* pourraient dériver des *Phyllantheae* par l'augmentation du nombre des convergents. Les *Cluytieae* sont plus évoluées que les *Phyllantheae,* au niveau des plantules, par l'accélération basifuge forte et la taille plus importante des cotylédons, et au niveau de l'adulte par l'accession au caractère uniovulé des loges de l'ovaire et la soudure des étamines. Les *Manihoteae* sont glabres comme les *Cluytieae.* Leur évolution propre se traduit au niveau de la plantule par une forte accélération basifuge, l'acquisition du nœud cotylédonaire trilacunaire et, au niveau de l'adulte, d'un calice pétaloïde. Les *Crotoneae* sont caractérisées par leur pubescence et par des cotylédons à peu près équidimensionnels. Les *Ricinocarpeae* s'en rapprochent par leur pubescence, mais sont plus évoluées par leur accélération basifuge intense et leurs cotylédons linéaires.

2 — *TRIBUS CARACTERISEES PAR LA NERVATION DE TYPE MERCURIALIS ET LA PREFLORAISON VALVAIRE.*

Les *Bridelieae* se rapprochent des *Phyllantheae* par l'existence de deux ovules par loge, mais s'en séparent par le type de nervation, l'accélération basifuge moyenne, la pubescence. Cet ensemble de caractères ne permet pas d'envisager une origine à partir des *Phyllantheae,* mais dénote une affinité certaine avec les *Acalypheae* et *Chrozophoreae.* Chez les *Acalypheae* et *Ricineae,* l'organisation des plantules évolue dans le sens de l'augmentation de la taille des cotylédons, du nombre des convergents, de la longueur des soudures fasciculaires et de l'accélération basifuge. Au niveau des adultes il y a augmentation du nombre d'étamines et du nombre de brèches des nœuds foliaires. Les *Chrozophoreae* et *Aleuriteae* se distinguent des *Acalypheae* et *Ricineae* par la présence de pétales au moins dans les fleurs mâles. L'évolution s'y effectue par l'augmentation du nombre des convergents, celle des dimensions cotylédonaires et la soudure des filets staminaux. Les *Chrozophoreae* et *Aleuriteae* sont respectivement plus évoluées que les *Acalypheae* et *Ricineae* par leur forte accélération basifuge et la plus grande longueur des soudures fasciculaires

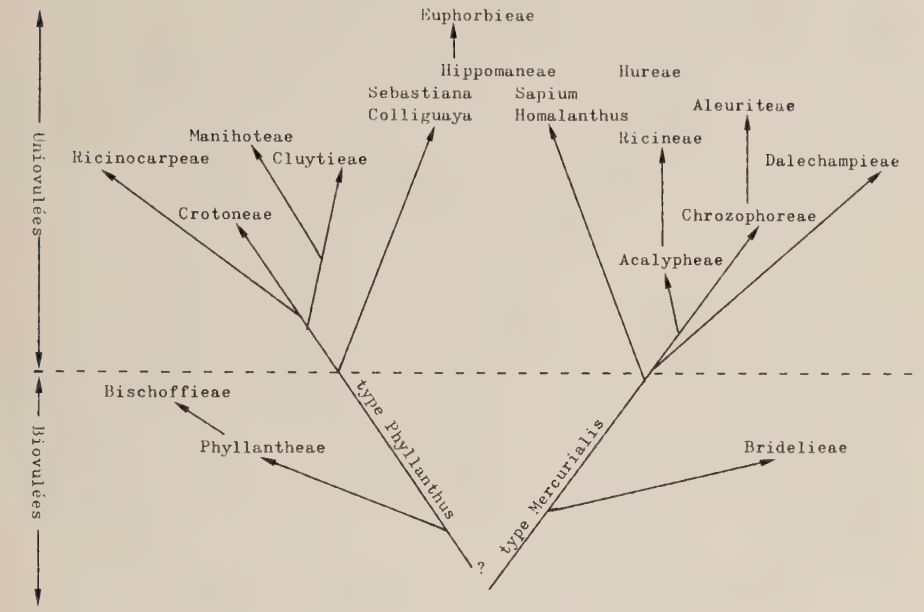


TABLEAU II - Phylogénie des Euphorbiacées.

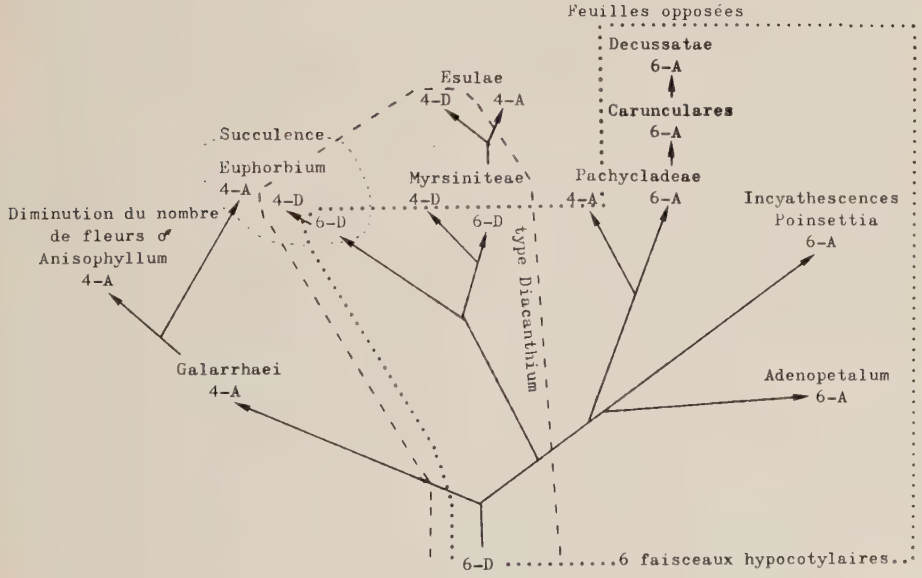


TABLEAU III - Phylogénie du genre Euphorbia
6 et 4, nombre de faisceaux hypocotylaires ; D, nervation cotylédonaire de type Diacanthium ; A, nervation cotylédonaire de type Anisophyllum.

chez les *Aleuriteae*. Les *Dalechampieae* présentent des caractères très évolués tels qu'une forte accélération basifuge, un nœud cotylédonaire bilacunaire, des cotylédons de grande taille et, chez l'adulte, des étamines nombreuses et soudées en colonne, des inflorescences condensées entourées d'un involucre bibractéal souvent coloré. Leur pubescence formée en partie de poils oxalifères en fait un groupe bien individualisé qui constitue sans doute une fin de phylum.

3 — *TRIBUS DES HIPPOMANEAE, HUREAE ET EUPHORBIEAE.*

La tribu des *Hippomaneae* est hétérogène aussi bien pour les caractères des plantules que pour ceux des adultes. Si l'on admet la validité de cette tribu basée sur le type pollinique commun à tous les genres, on pourrait concevoir que les genres de type *Phyllanthus* dérivent de ceux qui ont une nervation de type *Mercurialis* par achèvement de la soudure des deux moitiés des convergents. Mais il faudrait que, corrélativement, les genres à nervation de type *Phyllanthus* soient plus évolués que ceux de type *Mercurialis*. Ce n'est pas le cas. Il paraît donc logique d'envisager, pour cette tribu, une origine biphylétique.

Le genre *Hura* montre des affinités au niveau du pollen avec les *Hippomaneae* et les *Euphorbieae*. Mais les autres caractères de l'adulte sont différents et ses étamines nombreuses et à filets soudés le rapprocheraient plutôt des *Aleurites*. Quant aux plantules, leur structure particulière ne permet de les rattacher à aucun autre genre d'Euphorbiacées. *Hura* est très évolué par tous ses caractères mais l'origine et les affinités de ce genre demeurent incertaines.

Les *Euphorbieae*, avec le genre *Euphorbia*, réalisent au niveau des plantules et de l'adulte des dispositions très particulières et représentent le niveau le plus évolué de la famille des Euphorbiacées. Au niveau des adultes, elles montrent des affinités avec les *Hippomaneae* par leur type pollinique voisin, la disparition du calice et la réduction extrême de la fleur mâle à une seule étamine. Au niveau des plantules, les affinités sont plus difficiles à définir. Il existe un très grand hiatus entre les plantules à deux convergents, forte accélération basifuge et nervation cotylédonaire de type *Phyllanthus* et les plantules à quatre convergents avec soudures fasciculaires très poussées des *Euphorbia*. L'évolution a pu intervenir à partir des *Hippomaneae* et plus particulièrement du groupe *Colliguaya-Sebastiana* chez lequel les soudures fasciculaires sont plus développées que chez *Homalanthus* et *Sapium*.

La plantule d'un ancêtre hypothétique des *Euphorbia* pourrait être caractérisée par : des cotylédons de surface moyenne, quatre convergents, six faisceaux hypocotylaires et la nervation de type

Diacanthium. A partir de cet archétype, le genre *Euphorbia* aurait réalisé de nouvelles tendances évolutives, constituant un palier récent d'évolution diversifiante (tableau III). Les deux tendances les plus remarquables sont : au niveau de la plantule, la diminution pseudocyclique de la surface des cotylédons corrélativement à l'accroissement des soudures fasciculaires et, au niveau de l'adulte, la réalisation pseudocyclique de l'inflorescence en cyathe.

Les caractères évolutifs intragénériques au niveau des plantules sont :

— la tendance à la réduction du nombre de faisceaux hypocotylaires par soudure des moitiés de convergents intercotylédonaires sur toute la hauteur de l'hypocotyle (sous-sections *Pachycladae p.p., Myrsiniteae p.p., Esulae, Galarrhaei,* sections *Euphorbium p.p.* et *Anisophyllum)* ;

— la nervation de type *Diacanthium* (primitif) évoluant vers le type *Anisophyllum* (évolué) par soudure des faisceaux latéraux et du faisceau médian ;

— l'accroissement des dimensions cotylédonaires chez les espèces à six faisceaux hypocotylaires et la diminution de ces mêmes dimensions chez les espèces tétrafasciculées.

Chez l'adulte, les principales tendances évolutives sont :

— le groupement des cyathes en incyathescences accompagné de la réduction du nombre de glandes de la cyathe (section *Poinsettia*) ;

— la diminution du nombre d'étamines dans la cyathe (section *Anisophyllum)* ;

— le développement sur les cyathes d'appendices pétaloïdes (sections *Adenopetalum* et *Anisophyllum*) :

— l'acquisition de la phyllotaxie foliaire opposée-décussée (section *Decussatae*) ;

— l'anisophyllie et la dorsiventralité caulinaire (section *Anisophyllum*) ;

— l'acquisition de la succulence réalisée par différents *microphylums* (section *Euphorbium* et sous-section *Pachycladae*).

L'exemple des *Euphorbieae* montre que le phénomène de surévolution par la réalisation d'un caractère primitif de la famille (ici la réduction de la taille des cotylédons corrélativement à la réduction du nombre des faisceaux hypocotylaires) peut être réalisé au stade plantule chez les genres dont les adultes présentent un appareil reproducteur surévolué.

BIBLIOGRAPHIE

AMELUNXEN F., MORGENROTH K. et PICKSAK T. — 1967. Untersuchungen an der Epidermis mit dem Stereoscan-Elektronenmikroskop. *Z. Pflanzenphysiol.*, 57 : 79-95.

BAILLON H. — 1858. Etude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris.

BAILLON H. — 1874. Euphorbiacées, in *Histoire des Plantes*, 5 : 105-256.

BERNHARD F. — 1966. Contribution à l'étude des glandes foliaires chez les Crotonoidées (Euphorbiacées). *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, 75 : 67-156.

BOUREAU E. — 1942. Les faisceaux de la plantule de *Mercurialis annua* comparés à ceux des plantules de Gymnospermes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 214 : 959.

BOUREAU E. — 1954. Anatomie végétale. Tome I, Pr. U. Fr., Paris.

BOUVRAIN G. — 1941. Recherches ontogéniques sur les Angiospermes dicotylédones. *Thèse*, Paris.

BUGNON P. — 1922 a. L'organisation libéro-ligneuse de l'hypocotyle chez la Mercuriale reproduit-elle une disposition ancestrale ? *C. R. Acad. Sc. Paris*, 174 : 1484.

BUGNON P. — 1922 b. L'organisation libéro-ligneuse des cotylédons et de l'hypocotyle expliquée par la théorie du raccord chez la Mercuriale (*Mercurialis annua* L.). *Bull. Soc. linn. Normandie*, 5 : 69-106.

CHAUVEAUD G. — 1911. L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e sér., 13 : 215-229.

CSAPODY V. — 1968. Keimlingsbestimmungsbuch des Dicotyledonen. *Akademiai Kiado*, Budapest.

DE BARY A. — 1871. Uber die Wachsüberzüge der Epidermis. *Bot. Z.*, 29 : 128-139, 145-155, 161-176, 566-571, 573-585, 589-600 et 605-619.

DROIT S. — 1932. Recherches sur la graine et l'huile de Purchère ou Pignon d'Inde (*Jatropha curcas* L.). Laval.

DUKE J.A. — 1965. Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. *Ann. Missouri bot. Gard.*, 52 - 314-350.

DYER R.A. — 1935. The seed germination of certain species of *Euphorbia*. *South. Afric. J. Sc.*, 32 : 313-319.

ERDTMAN G. — 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms, Stockholm.

FRITZ F. et GAZET DU CHATELIER G. — 1697. Sur le *Tragia Benthami* Baker, Euphorbiacée africaine. Etude botanique et pharmacodynamique. *J. Agric. trop. Bot. appl.*, 14 : 339-358.

GAUCHER L. — 1898. Etude anatomique du genre *Euphorbia* L. Paris.

GAUCHER L. — 1902. Recherches anatomiques sur les Euphorbiacées. *Ann. Sc. nat. Bot,* 8e sér., 15 : 1-309.

GAUSSEN H. — 1944. Les gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. 1, Toulouse.

GAUSSEN H. — 1952. L'évolution pseudocyclique. *Colloque intern. C.N.R.S. sur l'évolution et la phylogénie chez les Végétaux :* 207-225.

GAUSSEN H. — 1963. Introduction à l'étude des plantes à archégones et de l'évolution, in GRASSÉ P. *Précis de Sciences biologiques, Botanique,* Paris.

GILBERT G. — 1939. Observations préliminaires sur la morphologie des plantules forestières au Congo belge. *Publ. I.N.E.A.C.,* 17 : 1-28.

GILLOT P. — 1925. Observations sur la germination des graines du *Mercurialis annua* L. *Bull. Soc. bot. Fr.,* 72 : 139-153.

GRAVIS A. — 1943. Observations anatomiques sur les embryons et les plantules. *Lejeunia,* mém. 3.

HEYWOOD V.H. — 1968. Scanning electron microscopy and micro-characters in the fruits of the *Umbelliferae-Caucalideae. Proc. linn. Soc. Lond.,* 179 : 287-289.

HEYWOOD V. H. — 1969. Scanning electron microscopy in the study of plant materials. *Micron,* 1 : 1-14, 11 pl.

HURUSAWA I. — 1954. Eine nochmalige Durchsicht der herkömmlichen Systems der *Euphorbiaceae* in weiteren Sinne. *J. Fac. Sc. Univ. Tokyo,* 6 : 209-342.

HUTCHINSON J. — 1959. The families of flowering plants. Vol. 1, Dicotylédones.

HUTCHINSON J. — 1969. Tribalism in the family *Euphorbiaceae. Amer. J. Bot.,* 56 : 738-758.

IDLE D.B. — 1969. Scanning Electron Microscopy of leaf surfaces replicas and the measurement of stomatal apertures. *Ann. of Bot.,* 33 : 75-76.

JUSSIEU A. — 1823. Considérations sur la famille des Euphorbiacées. *Mém. Mus. Hist. nat. Paris,* 10 : 317-355.

KLOTZSCH J.F. et GARCKE A.G. — 1859. Linné's Natürliche Pflanzenklasse Tricoccae. *Monatsber. Königl. Akad. Wiss. Berlin.*

KNOLL F. — 1905. Die Brennhaare der Euphorbiaceen-Gattungen *Dalechampia* und *Tragia. Sitz-Ber. Math. Nat. Akad. Wiss. Wien,* 114 : 29-48.

KÖHLER E. — 1965. Die pollenmorphologie der biovulaten *Euphorbiaceae* und ihre Bedeutung für die Taxonomie. *Grana palynol.,* 6 : 26-120.

LA MENSBRUGE G. — 1966. La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire. *C. tech. for. trop. Nogent-sur-Marne,* 26 : 191-205.

LEONARD J. — 1962. Observations sur les plantules de quelques Crotons du Congo (Euphorbiacées). *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.,* 94 : 23-28.

LUBBOCK J. — 1892. A contribution to our knowledge of seedlings. *Euphorbiaceae,* vol. 2 : 470-489.

LUBBOCK J. — 1896. A contribution to our knowledge of seedlings. *Intern. Scientific ser. London,* LXXIX : 1-288.

MELCHIOR H. — 1964. *Euphorbiaceae,* in ENGLER A., *Syllabus der Pflanzenfamilien.* II. Angiospermes. 12e éd. : 255-261.

MUELLER J. — 1866. *Euphorbiaceae,* in D.C. *Prodr.* 15 (2) : 189-1260.

MUZIK T.J. — 1954. Development of fruit, seed, embryo and seedling of *Hevea brasiliensis. Amer. J. Bot.,* 41 : 39-43.

PAX F. — 1884. Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum System derselben. *Bot. Jahrb. System.,* 5 : 384-421.

PAX F. — 1890. *Euphorbiaceae,* in ENGLER A. et PRANTL K., *Die Natürlichen Pflanzenfamilien.* Ed. 1, 3 (5) : 1-119.

PAX F. — 1910-1914. *Euphorbiaceae,* in ENGLER A., *Das Pflanzenreich. Jatropheae,* IV-147-I : 1-148. 1910 ; *Adrianeae,* IV-147-II : 1-111. 1910 ; *Cluytieae,* IV-147-III : 1-124. 1911 ; *Gelonieae,* IV-147-IV : 1-41. 1912 ; *Hippomaneae,* IV-147-V : 1-319. 1912 ; *Acalypheae-Chrozophorineae,* IV-147-VI : 1, 1-142. 1912 ; *Acalypheae-Mercurialineae,* IV-147-VII : 1-443. 1914.

PAX F. et HOFFMANN K. — 1919-1924. *Euphorbiaceae,* in ENGLER A., *Das Pflanzenreich. Acalypheae-Plukenetiinae, Epiprinae, Ricininae,* IV-147-IX-XI : 1-134. 1919 ; *Dalechampieae,* IV-147-XII : 1-59. 1919 ; *Pereae,* IV-147-XIII : 1-14. 1919 ; *Phyllanthoideae-Phyllantheae,* IV-147-XV : 1-349. 1922 ; *Crotonoideae-Acalypheae-Acalyphineae,* IV-147-XVI-XVII : 1-231. 1924.

PAX F. — 1924. Die Phylogenie der *Euphorbiaceae. Bot. Jahrb.,* 59 : 129-183.

PAX F. et HOFFMANN K. — 1931. *Euphorbiaceae,* in ENGLER A. et PRANTL K., *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* 2e éd., 19 c : 11-233.

POPHAM R.A. — 1947. Developmental anatomy of seedling of *Jatropha cordata. Ohio J. Sc.,* 47 : 1-20.

PUNT W. — 1962. Pollen morphology of the *Euphorbiaceae* with special reference to taxonomy. *Mededelingen bot. Mus. Herb. Rijksuniv. Utrecht,* 185 : 1-116.

RIVIÈRE S. — 1940. Etude anatomique de quelques plantules à évolution vasculaire très accélérée. *Rev. gén. Bot.,* 52 : 49-74.

SCHNELL R., CUSSET G. et QUENUM M. — 1963. Contribution à l'étude des glandes extraflorales chez quelques groupes de plantes tropicales. *Rev. gén. Bot.,* 70 : 269-341.

SHAW H.B.K. — 1965. Diagnoses of new families, new names, etc., for the seventh edition of Willis's « Dictionary ». *Kew Bull.,* 18 : 249-273.

TRONCHET A. — 1930. Recherches sur les types d'organisation les plus répandus de la plantule des Dicotylédones. Leurs principales modifications, leurs rapports. *Arch. Bot.,* IV, mém. 1 : 1-252.

VERDUS M.C. — 1964. Les plantules des Euphorbes françaises. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 99 : 136-156.

VERDUS M.C. — 1966. Nature des épines de l'*Euphorbia triangularis* Desf. *C.R. Acad. Sc. Paris,* 262 : 1220-1223.

VERDUS M.C. — 1969 a. L'épiderme cotylédonaire d'*Euphorbia corsica* Req. *C.R. Acad. Sc. Paris,* 268 : 793-795.

VERDUS M.C. — 1969 b. Etude en microscopie électronique à balayage de l'épiderme foliaire d'*Euphorbia characias* L. à différents stades du développement. *XIth. Int. Bot. Congress,* Seattle : 228.

WEBSTER G. — 1967. The genera of *Euphorbiaceae* in the Southeastern United States. *J. Arnold Arb.,* 48 : 303-361 et 363-430.

LEGENDE DES PLANCHES

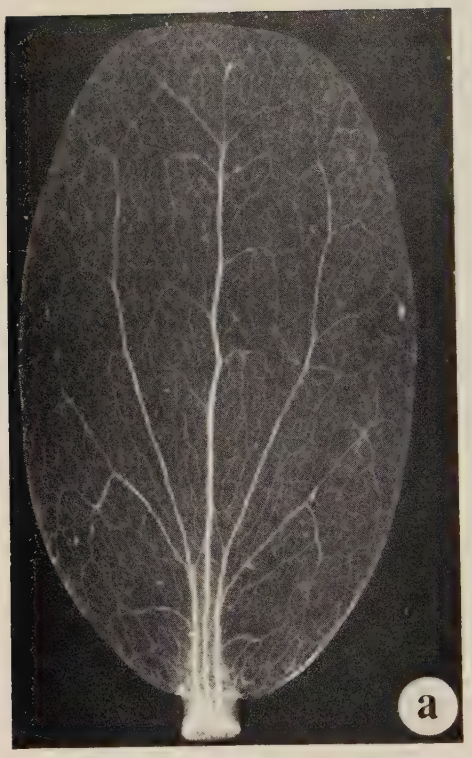
Pl. I. — Morphologie des plantules.
a. **Euphorbia balsamifera,** limbe elliptique-tronqué, nervation de type **Anisophyllum** avec une très fine anastomose entre les faisceaux latéraux et la nervure médiane (G×5).
b. **Acalypha indica,** limbe subcirculaire-tronqué, nervation de type **Mercurialis** avec dichotomie de la nervure médiane s'effectuant dès la base du limbe (G×10).
c. **Euphorbia maculata,** hypocotyle (HY), cotylédons (CO), feuilles primordiales à limbe symétrique (FP) et première paire de feuilles énanthiomorphes (FE) (G×10).

Pl. II. — Microscopie électronique à balayage.
a. **Euphorbia characias,** épiderme inférieur d'une feuille définitive, papilles hémisphériques et base d'un poil simple pluricellulaire à surface lisse, revêtement de paillettes de cire semicristallines (G×1150).
b. **Croton mubango,** épiderme inférieur d'une feuille primordiale, poil étoilé à surface lisse ; s, stomate ; g, glande unicellulaire (G×240).
c. **Andrachne telephioides,** réplique de l'épiderme supérieur d'une feuille définitive, épiderme en jeu de patience ; m, cellule mucigène (G×575).
d. **Croton mubango,** glande unicellulaire de la face supérieure d'une feuille primordiale (G×2400).

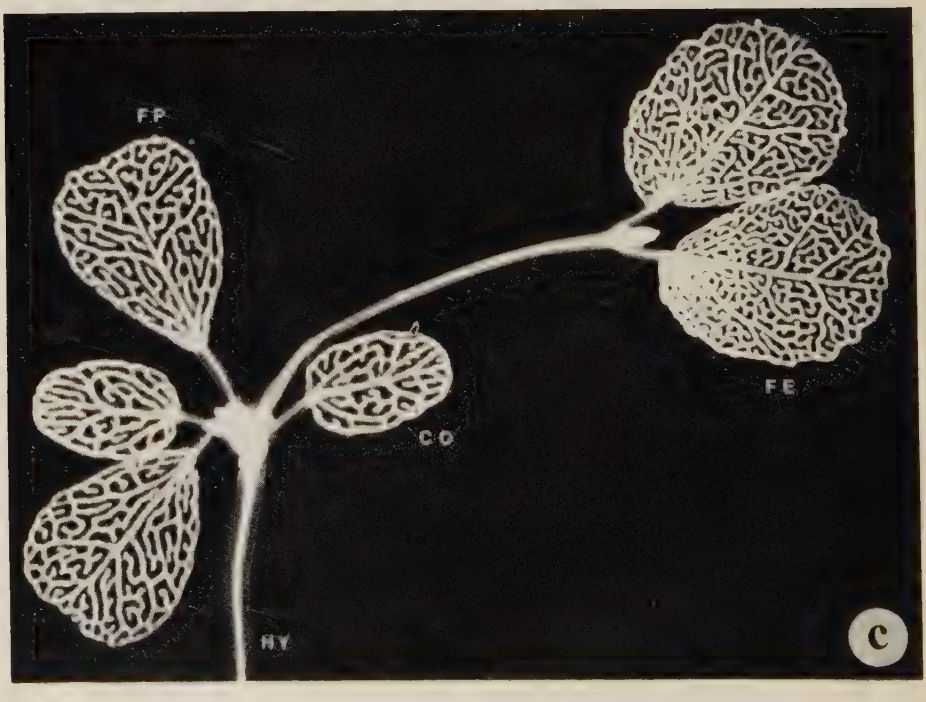
Pl. III. — Cire, microscopie électronique à balayage.
a. **Bischoffia javanica,** épiderme supérieur d'une feuille définitive, granulations sphériques sur plissements (G×2450).
b. **Bridelia monoica,** épiderme supérieur d'un cotylédon, agrégats verruqueux et rides en réseau (G×12500).
c. **Euphorbia mauritanica,** épiderme inférieur d'un cotylédon, paillettes à contours arrondis (G×2500).
d. **Euphorbia characias,** épiderme supérieur d'une feuille définitive, paillettes semi-cristallines en revêtement dense (G×6000).
e. **Euphorbia lathyris,** épiderme inférieur d'une feuille définitive, paillettes à contours déchiquetés (G×6000).
f. **Dalechampia spathulata,** épiderme inférieur d'une feuille définitive, cire en réseau (G×6000).

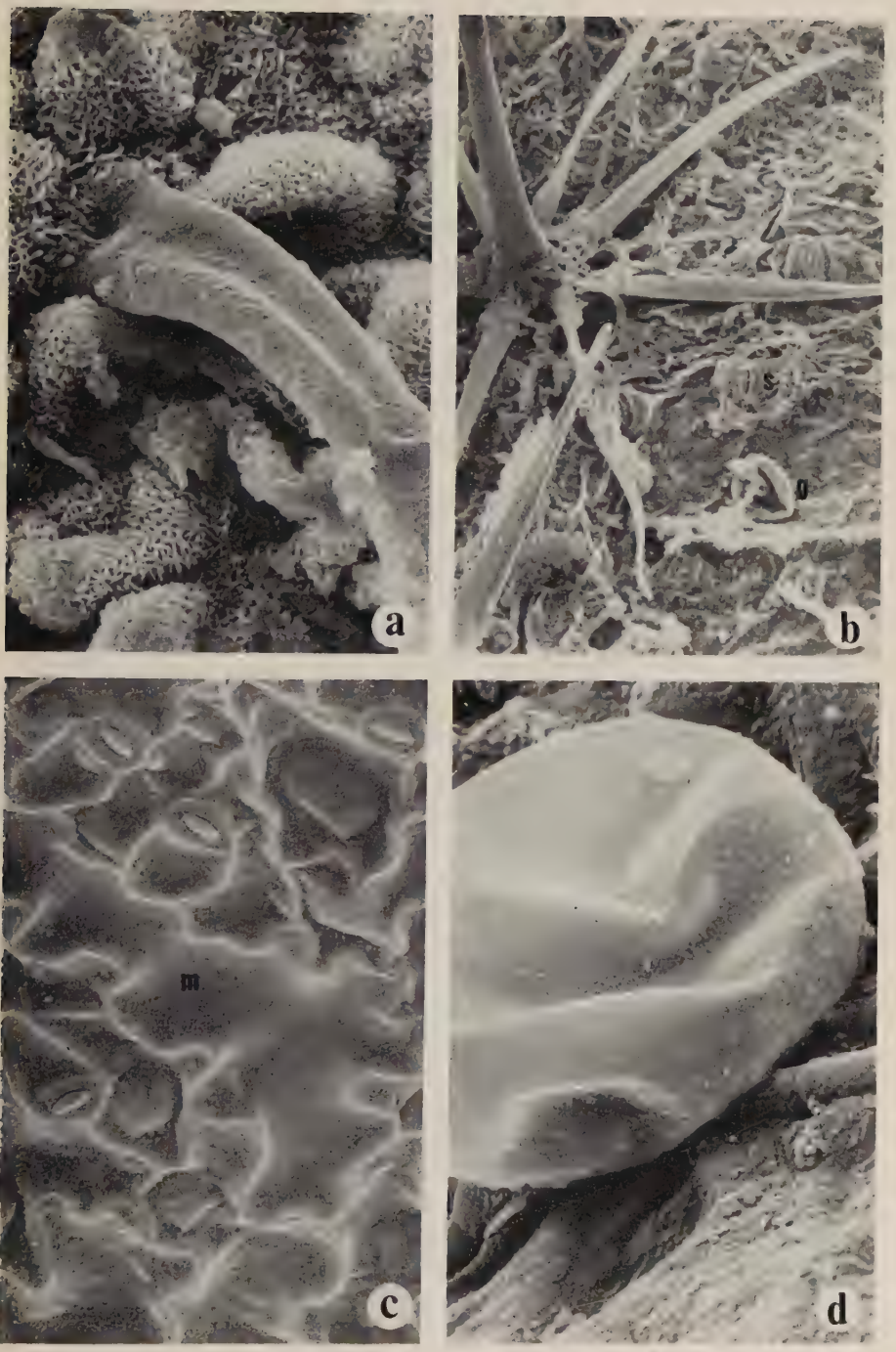
Pl. IV.
a. **Euphorbia ingens,** épiderme de l'hypocotyle avec croûte de cire (G×2500).
b. **Euphorbia nicaeensis**, épiderme de la tige, exfoliation de la couche cireuse et formation de nouvelles paillettes entre les papilles (G×1300).
c. **Cluytia pulchella,** coupe de cotylédon, stomate proéminent ; cs, cellule stomatique ; v, vestibule stomatique (G×1000).

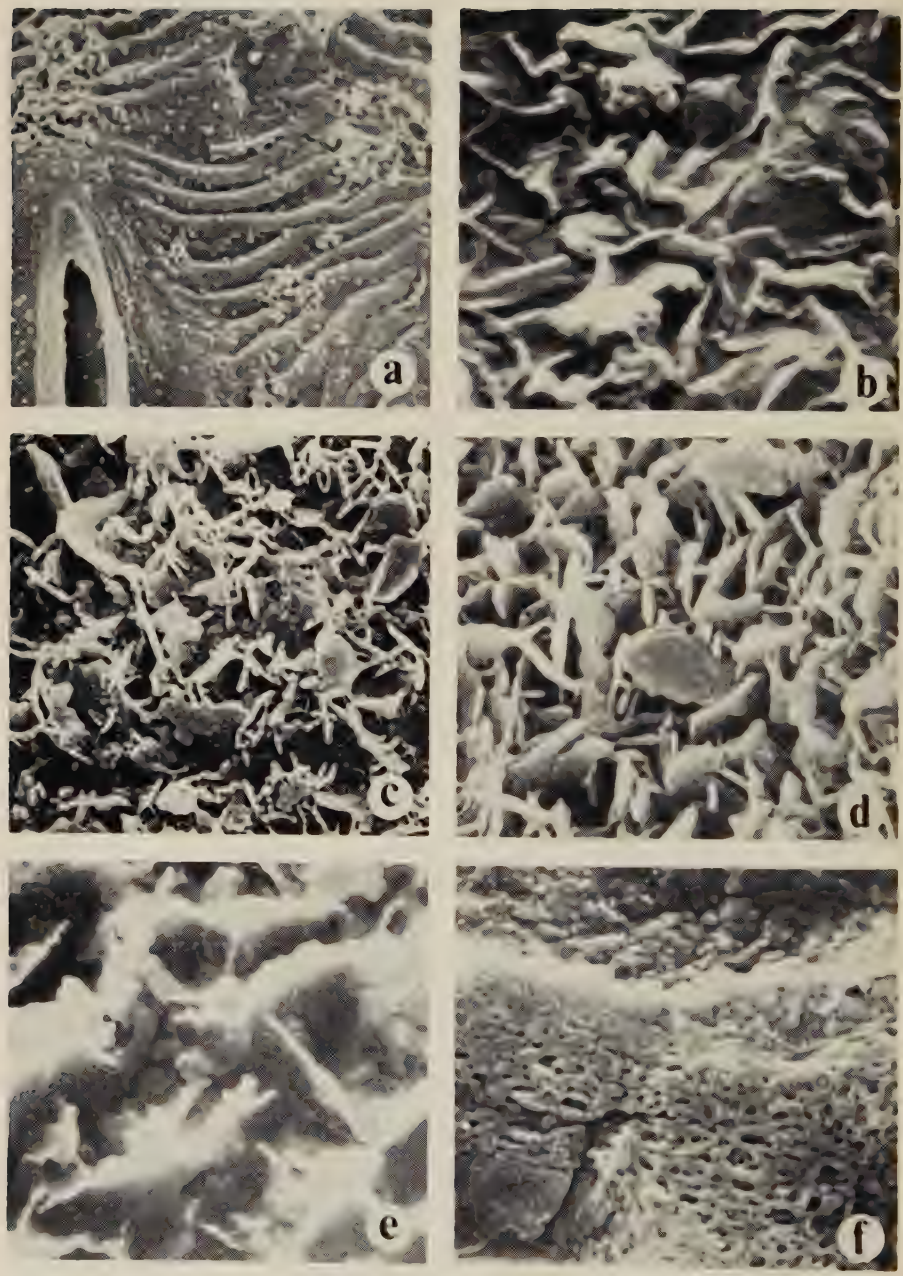
Pl. V. — Structure des stomates, microscopie électronique à balayage.
a. **Euphorbia serrata,** épiderme supérieur d'une feuille définitive, stomate ouvert (G×2400).
b. **Cluytia pulchella,** épiderme inférieur d'une feuille primordiale, groupes de paillettes étoilées couvrant toute la surface épidermique et stomate à large pli cuticulaire (G×1200).
c. **Glochidion Fortunei,** épiderme inférieur d'une feuille définitive, stomate fermé par les plis cuticulaires accolés (G×2500).
d. **Croton mubango**, épiderme inférieur d'une feuille primordiale, stomate à plis cuticulaires (c) étroits (G×2400).

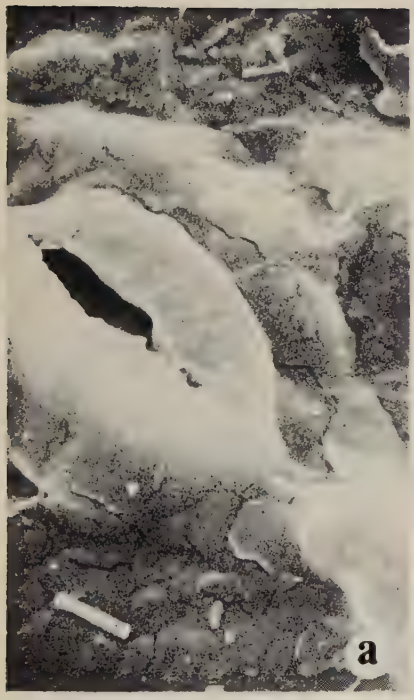

a

b


FP
FE
CO
HY
c


a
b
c
d


a
b
c
d
e
f

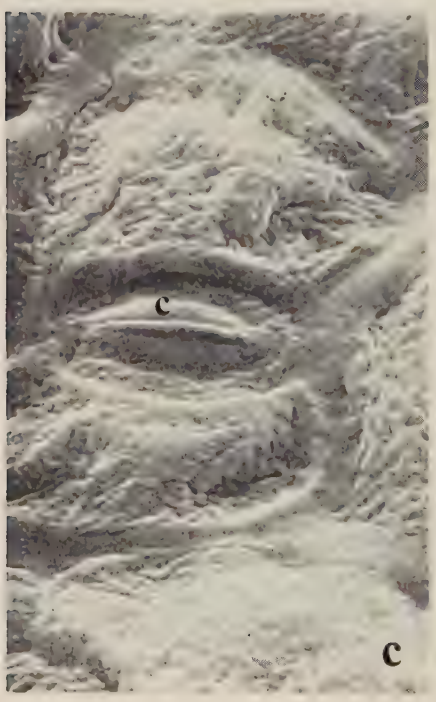

a

b

cs
v
c

a

b


c
c

c
d

Imprimerie FOURNIÉ
27, boulevard Riquet
TOULOUSE
1-71 - D. L. 71-1 - 2328